Pr 960 ex 1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1) MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

2) A

3) Zoologie

4) 39

1966

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXXIX

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 1

(1966)

Pages

Annie J. Petter, Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du côlon des Tortues terrestres . . 1-256

Fascicule 2

(1966)

Marie-Claude Desset, Contribution à la systématique des Filaires du genre Setaria; valeur des diérides 257-288

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXXIX

FASCICULE 1

Annie J. PETTER

ÉQUILIBRE DES ESPÈCES DANS LES POPULATIONS DE NÉMATODES PARASITES DU COLON DES TORTUES TERRESTRES

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

BIBL. DU MUSEUM HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie Tome XXXIX, fasc. 1.

ÉQUILIBRE DES ESPÈCES DANS LES POPULATIONS DE NÉMATODES PARASITES DU COLON DES TORTUES TERRESTRES

par

Annie J. PETTER

SOMMAIRE

INTRODUCTION 3

PREMIÈRE PARTIE. — ÉTUDE TAXINOMIQUE

Chapitre I – Étude taxinomique au niveau supra-spécifique. 11
Chapitre II – Les espèces chez les Atractides 19
Chapitre III – Les espèces chez les Oxyurides 39
Chapitre IV – Les phénomènes de spéciation. 139

DEUXIÈME PARTIE. — ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Chapitre I – Le biotope. Méthodes d'étude des Nématodes. 147
Chapitre II – L'équilibre des espèces chez les Tortues paléarctiques 151
Chapitre III – L'équilibre des espèces chez les Tortues malgaches 205
Chapitre IV – Les populations des Tortues sud-africaines. . . 223

CONCLUSIONS 225

RÉSUMÉ 231

BIBLIOGRAPHIE 239

TABLE DES MATIÈRES 245

BIBL DU MUSEUM D HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les problèmes concernant la coexistence de différentes espèces animales proches les unes des autres dans un même milieu donnent lieu à d'importantes discussions. L'idée généralement admise par les écologistes (Gause 1934, Crombie 1945, Lack 1949, Mayr, Linsley et Usinger 1953) jusqu'à ces derniers temps, formulée par Gause (1934), est que deux espèces possédant des exigences écologiques identiques ne peuvent coexister à la même place.

Les espèces les plus proches au point de vue systématique, en particulier les espèces d'un même genre, présentant en général des caractéristiques écologiques voisines, la loi de Gause entraîne que, dans une communauté limitée et qui a atteint son équilibre, il subsiste très peu d'espèces congénériques.

En fait, la revue critique de Williams (1964), qui étudie de ce point de vue diverses communautés de plantes et d'insectes, indique que cette dernière hypothèse ne se trouve vérifiée dans aucun des cas examinés, et il estime qu'une révision de la question est nécessaire.

Le côlon de certains animaux herbivores constitue pour l'étude de ces phénomènes un milieu intéressant car il offre aux parasites qui l'habitent un volume important, dépourvu de prédateurs, et une nourriture très abondante et sans cesse renouvelée; les facteurs les plus importants qui limitent habituellement le développement d'une population et entraînent rapidement l'intervention des phénomènes de sélection naturelle sont ainsi éliminés. Si les parasites qui habitent le côlon ont un cycle biologique simple avec une vie larvaire dans le milieu extérieur très courte et s'ils n'entrent pas en contact avec la muqueuse chez l'hôte définitif, évitant ainsi les phénomènes d'immunité, les facteurs spéciaux limitant l'abondance des parasites sont également absents.

Ces conditions de vie se rencontrent chez les Strongles qui parasitent le côlon des Mammifères herbivores (Ruminants, Éléphants, Périssodactyles, Kangourous) et chez les Oxyures des Reptiles herbivores.

Il en résulte que le côlon de ces animaux est habité par un très grand nombre d'individus et constitue un sujet de choix pour l'étude écologique d'une population.

Le problème a été abordé pour la première fois par A.-G. Chabaud (1956) qui a étudié la population de Strongles du caecum des Éléphants. Cet auteur a conclu que la population était caractérisée principalement par l'abondance des espèces congénériques, dont certaines paraissent plus spécialisées que d'autres, et par l'abondance des formes tératologiques.

Voulant poursuivre et approfondir ce travail, nous avons choisi, parmi les diverses populations de parasites qui s'offraient à nous, les Oxyurides et les Atractides du côlon des Tortues terrestres : celles-ci sont en effet faciles à se procurer en grandes quantités et, par leur vaste distribution géographique, permettent de comparer des populations d'origines très éloignées.

Source : MNHN, Paris

Dubinina a déjà fait en 1949 une étude écologique de la faune parasitaire des *Testudo horsfieldii* du Tadjikistan, portant principalement sur les variations de celle-ci en fonction de l'âge des Tortues et des saisons, et Schad en 1962 et 1963 a publié 3 notes concernant l'écologie des populations de Vers de *Testudo graeca*, où il s'attache à étudier la répartition des différentes espèces dans le côlon. Nous avons nous-même publié en 1963 2 notes préliminaires sur l'équilibre des espèces et les phénomènes de vicariance dans les populations de Nématodes du côlon des *Testudinidae*.

Nous avons dû, en préliminaire à l'étude écologique de la population, nous livrer à une étude systématique approfondie des différentes espèces.

L'étude systématique des Oxyurides et des Atractides des Tortues paléarctiques était due principalement à 3 auteurs : Drasche (1884) a donné une description, excellente pour son époque, de plusieurs espèces; Seurat (1918) a repris dans une note préliminaire la description de certaines espèces de Drasche et décrit quelques espèces nouvelles, mais le travail complet qui était annoncé n'a jamais paru et certaines espèces citées dans son tableau dichotomique n'ont pas été décrites; enfin, Thapar (1925), dans une étude des Oxyures parasites de Reptiles, a donné également la description d'un certain nombre d'espèces; malheureusement, il a confondu plusieurs espèces de Seurat et attribué certains mâles à des femelles qui ne leur correspondaient pas; une mise au point détaillée de cette systématique s'est donc révélée nécessaire.

Nous étudions également la faune des Tortues sud-africaines, dont un certain nombre d'espèces avaient déjà été décrites par Ortlepp (1933) et celle des Tortues malgaches, qui était complètement inconnue jusqu'alors.

Les difficultés particulières à l'étude des espèces sont exposées en détail plus loin; elles reposent principalement sur le fait que les espèces, très proches les unes des autres, ne se différencient parfois que par des caractères qui présentent une grande variation individuelle et sont donc difficiles à définir; la distinction des espèces ou des sous-espèces a nécessité dans certains cas la construction de diagrammes de dispersion.

En dehors du travail de révision de la systématique au niveau spécifique ou subspécifique, nous avons cherché à comprendre les principaux traits de l'évolution morphologique, et avons proposé une ébauche de classification phylogénique des Oxyures de Reptiles, qui a été utilisée dans les considérations biogéographiques terminales.

Nous aurions voulu, pour mieux comprendre l'écologie de la population, préciser les particularités du cycle évolutif des Oxyures et des Atractides, la durée de vie des individus, leur temps de croissance, ainsi que le moment du cycle où se produit la fécondation, et le nombre de générations qui existent par an.

Nous avons tenté pour cela 2 types d'expériences :

1° D'une part, nous avons essayé de déparasiter des Tortues afin de pouvoir réaliser des infestations expérimentales sur des hôtes totalement dépourvus d'Oxyures. Nous avons administré aux Tortues, par voie buccale ou rectale, divers anthelminthiques (Phénégic, Povanyl, Terramycine, Buternal, sels de piperazine, santoninate de sodium), qui nous avaient été confiés à titre d'essais : malheureusement, aucun de ces produits ne s'est révélé efficace.

Source : MNHN, Paris

2° D'autre part, nous avons tenté des infestations expérimentales sur des hôtes autres que les *Testudo* : des *Uromastix*, des Lézards (*Lacerta muralis* Laur. et *L. viridis* Laur.), des Tortues africaines appartenant au genre *Kinixys* : nous n'avons jamais obtenu de résultats positifs, mais seulement dans quelques cas une ou deux larves qui pourraient être celles d'Oxyures, mais qui se trouvaient arrêtées à des stades très jeunes de leur développement (1).

Nous n'avons donc pu préciser les modalités du cycle de ces Nématodes.

Cependant, pour les Oxyurides, rien ne laisse supposer que le cycle soit différent des cycles d'Oxyures qui sont actuellement connus : par exemple, en ce qui concerne les Vertébrés, le cycle de *Passalurus ambiguus* étudié par Boecker (1953) et, en ce qui concerne les Invertébrés, le cycle de *Leidynema appendiculatum* étudié par Dobrovolny et Ackert (1934) et Todd (1944) : dans ces 2 cas, le cycle est direct et la vie préinfestante s'effectue entièrement à l'intérieur de l'œuf; l'hôte définitif s'infeste par ingestion d'un œuf qui contient soit un jeune 3e stade, soit la fin du 2e stade larvaire.

Il a été par contre impossible de résoudre les problèmes posés par la biologie des Atractides en supposant une analogie avec la biologie d'espèces proches, puisque rien n'est encore connu dans le groupe; nous avons donc dû en l'absence d'expérimentation directe construire un cycle hypothétique qui rende compte des particularités morphologiques et des observations faites au cours des autopsies.

En l'absence d'expérimentation sur les cycles, notre travail se trouve donc limité à une étude qualitative et quantitative aussi précise que possible de la faune d'Oxyures des Tortues de régions variées. Nous avons étudié pour la région paléarctique la faune d'Oxyures des Tortues provenant de Rome, du Maroc, d'Algérie, d'Iran et de la région transcaspienne; pour la région éthiopienne, celle des Tortues malgaches et sud-africaines; en ce qui concerne les Tortues sud-africaines, nous avons dû, à cause de l'insuffisance de notre matériel, nous borner à une étude qualitative (2).

Nos conclusions portent d'une part sur les caractéristiques des équilibres réalisés dans les populations des Tortues paléarctiques et malgaches; nous y joignons des considérations sur les relations écologiques qui existent entre les espèces d'une population, basées principalement sur l'étude de leur répartition spatiale dans le côlon.

Nous formulons d'autre part des hypothèses sur la biogéographie des Nématodes de *Testudinidae* en nous fondant sur la comparaison entre les différents types d'équilibres rencontrés, sur la phylogénie des Oxyures et sur les phénomènes de vicariance observés entre les espèces des différentes régions étudiées.

---

(1) Nous soupçonnons que la raison de ces échecs est une spécificité parasitaire étroite dont nous n'avons pas la preuve formelle mais qu'une observation nous a permis de supposer ; une Tortue malgache élevée au milieu des Tortues iraniennes a conservé au bout de plusieurs mois sa faune particulière, sans aucune espèce de contamination.

(2) Nous avons eu également l'occasion d'examiner des Tortues d'Afrique occidentale appartenant au genre *Kinixys*, mais la faune de celles-ci s'est trouvée très différente de celle des Tortues précédentes : nous n'y avons jamais rencontré d'Oxyures mais uniquement des Atractides chez les spécimens de grande taille, alors que les spécimens de petite taille possédaient des *Strongyluris* et des Kathlanides, c'est-à-dire une faune semblable à celle des Tortues aquatiques; en relation avec ce phénomène, nous avons trouvé dans l'estomac d'un très jeune *Kinixys* des débris de Mollusques et d'Arthropodes indiquant un régime carnivore voisin de celui des Tortues aquatiques.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Monsieur le Professeur P. P. Grassé d'avoir accepté de présider le jury de notre thèse.

Nous remercions également Monsieur le Professeur B. Possompès d'avoir bien voulu faire partie de notre jury.

Nous avons entrepris et réalisé ce travail sur le conseil et sous la direction de Monsieur le Professeur A. G. Chabaud. Il nous a fait profiter de sa très grande expérience, nous a guidée et aidée avec une extrême gentillesse au cours de nos recherches et a su entretenir notre enthousiasme. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre plus vive gratitude.

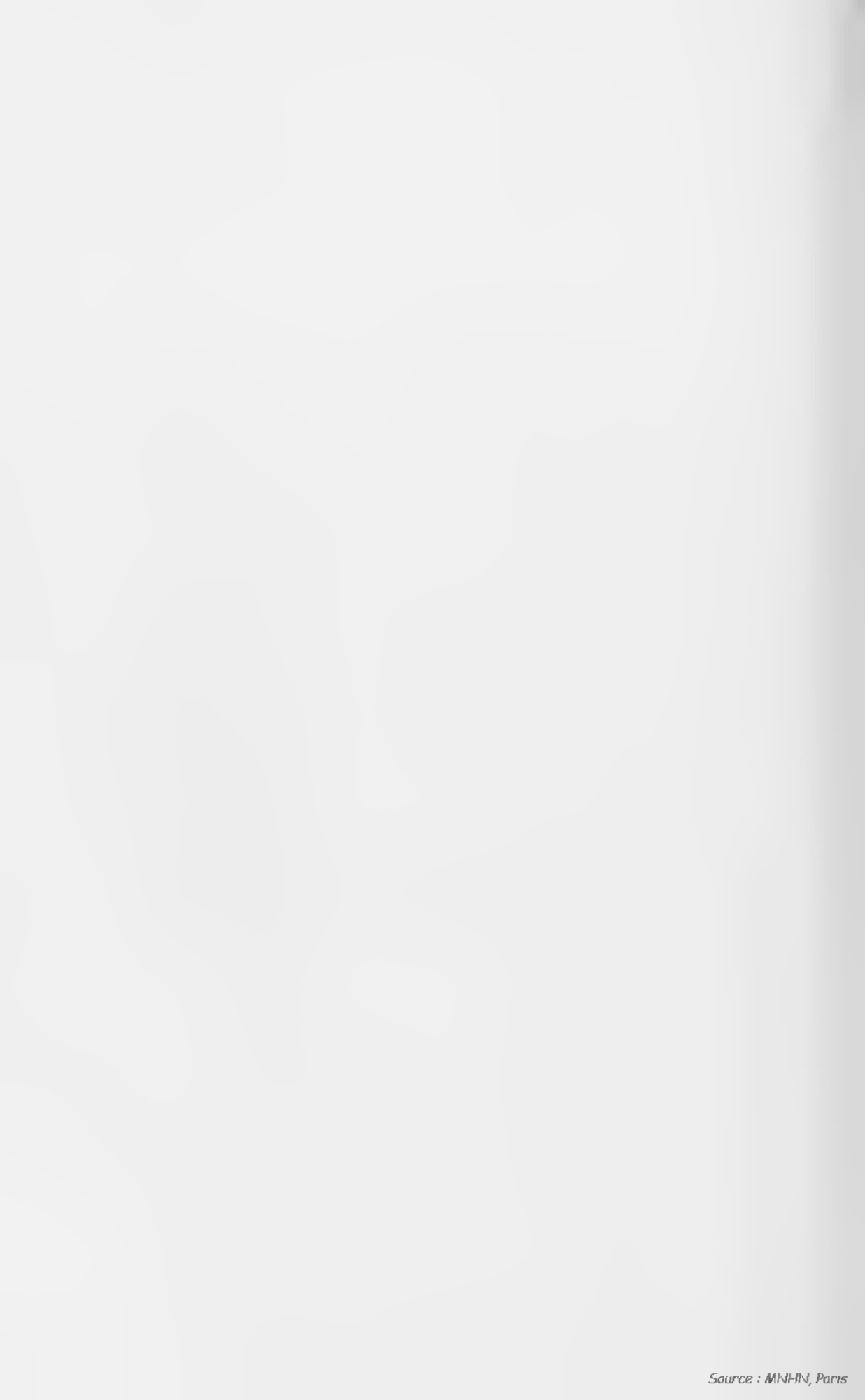
Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à Monsieur C. Dupuis pour ses précieux conseils et les encouragements qu'il nous a toujours prodigués avec une extrême obligeance.

Nous adressons nos vifs remerciements à Monsieur M. Baltazard, à Monsieur G. Pasteur, à Monsieur E. R. Brygoo et à Monsieur C. A. Domergue, qui nous ont procuré la plus grande partie de notre matériel d'étude. Nous remercions également Madame A. Verster, Monsieur J. Arnoult, Monsieur E. Biocca, Monsieur E. Caballero, Monsieur C. Diaz-Ungria, Monsieur W. Fitzsimmons, Monsieur R. Lamothe, Monsieur Le Van Hoa, Monsieur A. Mantovani, Monsieur L. Mazzotti et Monsieur R. Pujol, qui nous ont obligeamment envoyé du matériel.

Nous exprimons également nos remerciements à Monsieur J. P. Cancela Da Fonseca pour l'aide qu'il nous a apportée par ses connaissances en Écologie, à Monsieur et Madame J. C. Martini pour avoir résolu nos problèmes de statistique, et à tous ceux qui nous ont prêté leur concours : Monsieur R. Ph. Dollfus, Monsieur Y. Bouligand, Monsieur J. Guibé, Monsieur R. Cavier, Monsieur R. Hoffstetter, Monsieur V. Fitzsimmons.

Nous remercions la Maison d'Édition Masson de nous avoir autorisée à reproduire un certain nombre de figures.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE TAXINOMIQUE

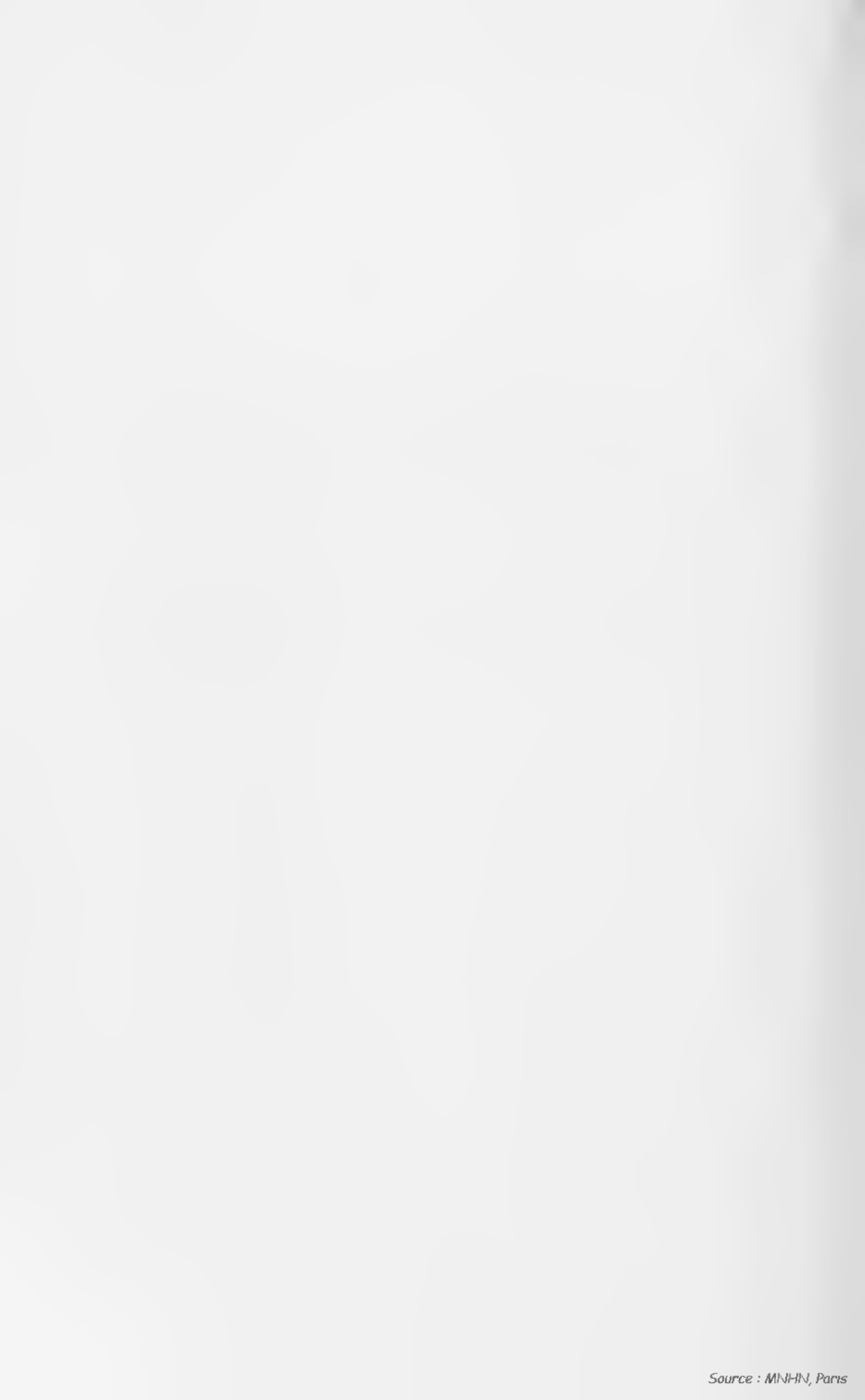
Les Nématodes parasites du côlon des Testudinidae que nous considérons dans ce travail appartiennent à 2 groupes distincts : les Oxyurides et les Atractides, faisant tous les deux partie du sous-ordre des *Ascaridina* (1). La place des Atractides à l'intérieur de ce sous-ordre a été très controversée, de même que la délimitation des différents genres dans le groupe des Oxyurides. Nous allons donc avant de donner la description des différentes espèces étudier ces deux questions de Taxinomie supra-spécifique.

Nous passerons ensuite en revue les différentes espèces d'Atractides et d'Oxyurides connues chez les *Testudinidae*, en donnant la description d'un certain nombre d'espèces nouvelles ou incomplètement connues.

Nous examinerons ensuite plusieurs cas de spéciation, qui apportent des éléments d'appréciation sur l'ancienneté et la phylogénie des Nématodes envisagés.

(1) Les *Testudinidae* sont parfois également parasités par des Ascarides, localisés à l'état adulte dans l'estomac, mais ils sont très éloignés des Oxyures par leur biologie, et leur présence ne semble pas modifier l'équilibre des populations que nous étudions; nous ne les envisagerons donc pas ici.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE TAXINOMIQUE AU NIVEAU SUPRA-SPÉCIFIQUE

A. — POSITION SYSTÉMATIQUE DES ATRACTIDES.

La famille des *Atractidae* groupe des Nématodes morphologiquement variés, mais qui sont caractérisés par leur biologie : ils sont vivipares, les larves se développant dans l'utérus maternel jusqu'au 3e stade (voir PETTER 1959); les larves du 3e stade sont libérées dans le tube digestif de l'hôte et tout le cycle s'effectue ainsi sans passage dans le milieu extérieur. Ils sont généralement parasites du caecum d'animaux herbivores, Reptiles ou Mammifères.

Comme nous l'avons exposé avec A. G. CHABAUD en 1960, 2 problèmes se posent pour la classification de cette famille :

1. son homogénéité,
2. ses affinités avec les autres groupes.

1° Homogénéité :

Le seul élément morphologique commun à tous les genres est la structure de l'appareil génital femelle, qui est presque toujours monodelphe et dont l'ovaire est court et piriforme; cette structure est en relation directe avec le phénomène de viviparité et est vraisemblablement un caractère de convergence; l'origine monophylétique de la famille est donc très discutable; cependant, tous ces genres possèdent des caractères atypiques qui rendent difficile leur répartitiou dans des familles classiques, et nous admettons donc leur groupement par commodité.

2° Affinités avec les autres groupes :

En raison d'un aspect général proche de celui des Oxyures, en particulier chez le genre *Atractis*, et d'une localisation comparable, plusieurs auteurs (YORKE et MAPLESTONE 1927, CHITWOOD et CHITWOOD 1950) ont placé la famille au voisinage des *Oxyuridae*.

SKRJABIN et SCHIKHOBALOVA (1951) ont créé une superfamille des *Atractoidea* où ils placent à côté des Atractides des familles d'Oxyures parasites d'Insectes.

En raison des affinités nettes de certains genres avec les Cosmocercides, CHABAUD en 1957 et CHABAUD et nous-même en 1960, avions au contraire placé la famille dans les *Cosmocercoidea* (1).

---

(1) INGLIS et DIAZ-UNGRIA (1963) préfèrent placer *Labiduris* dans une sous-famille particulière, à l'intérieur des *Kathlaniidae*. Ce point de vue est tout à fait justifiable, mais les *Kathlaniidae* et les *Atractidae* ont des relations étroites et ce changement systématique n'apporte pas de modification profonde dans la conception du groupe. Nous préférons donc, pour de simples raisons de commodité, ne pas subdiviser les Atractides en sous-familles particulières, car presque chaque genre pourrait être pris comme type d'une sous-famille.

Source : MNHN, Paris

Depuis lors, la découverte, chez les Tortues africaines, de 2 espèces, *Raillietnema kinixys* Fitzsimmons 1964 et *Raillietnema bainae* n. sp., qui appartiennent indiscutablement au genre *Raillietnema* (Cosmocercide), est venue appuyer notre hypothèse.

Formes de passage entre Cosmocercidae et Atractidae.

Le genre *Raillietnema*, dont l'existence est très discutée, a été créé par Travassos (1927) pour des *Aplectana* ayant un petit nombre d'œufs dans les utérus et des ovaires réduits; Travassos avait déjà supposé que ces éléments pouvaient faire de ce genre un lien entre *Cosmocercidae* et *Atractidae*.

Par leurs caractères, les espèces *Raillietnema bainae* et *Raillietnema kinixys* apportent un argument en faveur de ce lien.

Il semble que nous ayons une série évolutive continue :

a) à la base de cette série nous trouvons les *Aplectana*, dont les ovaires sont longs et les utérus contiennent des œufs nombreux et petits, et dont le cycle s'effectue avec évolution des larves dans le milieu extérieur (voir Chabaud et Brygoo 1958);

b) chez les *Raillietnema*, les ovaires se réduisent, les œufs deviennent moins nombreux et plus gros; encore peu marqué chez certaines espèces, ce phénomène atteint son maximum chez *R. travassosi* Chabaud et Brygoo 1962, *R. dupuisi* Chabaud et Brygoo 1962, *R. oligogenos* Chabaud et Brygoo 1962, et enfin chez *R. bainae* et *R. kinixys*, où les ovaires ont l'allure piriforme des ovaires d'*Atractis*;

c) 2 espèces d'Atractides parasites de Tortues d'Afrique semblent faire la jonction entre *R. bainae* et *R. kinixys* et les Atractides proprement dits (genres *Atractis*, *Labiduris*) :
- — l'espèce *Ibrahimia ibrahimi* Khalil 1932 est semblable aux *Raillietnema* par son œsophage et par la queue du mâle, mais elle ne possède qu'un ovaire et un utérus et sa vulve est postérieure comme chez les *Atractis*;
- — l'espèce *Fitzsimmonsnema reptiliae* (Fitzsimmons 1958) n. comb. est au contraire restée didelphe comme les *Raillietnema*, mais son isthme œsophagien est plus long et l'extrémité caudale du mâle, avec ses spicules inégaux et son gubernaculum bien développé rappelle beaucoup celle des *Atractis*;

d) au sommet de la série, nous trouvons les Atractides monodelphes à vulve postérieure, dont les larves, selon toute probabilité, se développent dans l'utérus maternel jusqu'au 3e stade et dont le cycle s'effectue entièrement dans le tube digestif de l'hôte.

L'établissement du cycle de type *Atractis*, s'effectuant sans passage dans le milieu extérieur, doit se faire au niveau du genre *Raillietnema* : en effet, pour *R. bainae* nous trouvons dans le tube digestif de l'hôte des larves qui sont vraisemblablement par leur taille et leur aspect des larves du 3e stade, et qui pourtant ont encore un œsophage légèrement rhabditoïde; ceci est un argument en faveur d'un cycle de type *Atractis*, car dans les cycles qui comportent un passage dans le milieu extérieur, les larves infestantes du 3e stade ont un œsophage cylindrique.

Source : MNHN, Paris

Il apparaît donc de plus en plus nettement que les *Atractidae*, par leur biologie aussi bien que par leur morphologie, appartiennent aux *Cosmocercoidea* et non aux *Oxyuroidea*.

B. — Classification des Oxyurides.

1° A l'échelon supra-générique :

On peut distinguer dans la classification des Oxyures de Reptiles 2 systèmes :

a) Le premier système a pour origine le travail de Railliet et Henry (1916) qui avaient établi dans un but pratique une classification provisoire des *Oxyuridae* où ils séparaient les formes à un spicule sans gorgeret des formes à un spicule et une pièce accessoire.

Cette séparation a été prise comme base de classification par Yorke et Maplestone (1926), Walton (1942), Yamaguti (1961). Ces auteurs opposent ainsi la sous-famille des *Syphaciinae* qui possède un gubernaculum à celle des *Oxyurinae* qui n'en possède pas, et des genres aussi voisins que *Thelandros* et *Tachygonetria* se trouvent séparés.

Skrjabin, Schikhobalova et Lagodovskaja (1960) ont également dispersé les différents genres parasites d'Amphibiens et de Reptiles dans plusieurs familles en se basant sur ce même critère. Or, comme l'indique Thapar (1925), la présence d'un gubernaculum dans ce groupe ne semble même pas pouvoir être considérée comme un caractère générique. Il s'agit d'une pièce chitinoïde en V dont la pointe s'engage dans la lèvre inférieure du cloaque, très difficile à distinguer dans certains cas parce qu'elle est peu chitinisée et placée dans une région du corps de structure très complexe. Nous avons nous-même pu constater sa présence chez un spécimen de *Thelandros bulbosus* (Linstow 1899), alors que le genre *Thelandros* est placé dans la sous-famille qui n'en possède pas. Il est vraisemblable qu'il existe, plus ou moins développé, chez toutes les espèces et tous les genres parasites de Reptiles et d'Amphibiens.

b) Le 2e système créé par Travassos en 1920, et suivi par Chitwood (1937) et Chabaud (1957), réunit tous les Oxyures d'Amphibiens et de Reptiles dans un même groupe qui s'oppose aux Oxyures de Mammifères. Cette classification nous semble plus naturelle (1).

Tous les Oxyures parasites d'Amphibiens et de Reptiles sont alors groupés dans la sous-famille des *Pharyngodoninae* (Travassos 1920), famille des *Oxyuridae* Cobbold 1884, superfamille des *Oxyuroidea*, qui se caractérise par :

— les aires latérales formées par un petit nombre de grandes cellules disposées sur une seule rangée;

— la queue du mâle coupée obliquement dans la partie ventrale du corps, juste en arrière du cloaque.

(1) Walton signale d'ailleurs dans sa publication de 1942 que la classification de Chitwood représente probablement mieux les relations entre les genres.

Source : MNHN, Paris

2° A l'échelon générique :

La classification des *Pharyngodoninae* est rendue difficile par le très grand nombre des espèces, souvent très voisines les unes des autres et constituant des séries dont les caractères varient d'une manière continue. En outre, comme il est normal pour un groupe aussi archaïque, on ne trouve pas de parallélisme dans l'évolution des différentes structures; ceci est particulièrement net dans l'anatomie céphalique qui apporte en général un élément important pour l'établissement d'une classification phylogénique. Elle est ici inutilisable, en raison de l'extrême diversité de ces structures : des espèces très voisines par l'ensemble de leurs caractères présentent quelquefois des structures apicales très différentes; en outre, dans une même espèce, les structures apicales des mâles et des femelles sont rarement identiques, celle des mâles étant plus primitive (c'est-à-dire plus proche de l'ancêtre *Rhabditis*) et moins variée.

C'est finalement l'évolution de l'extrémité caudale du mâle qui nous a paru le mieux traduire la phylogénie du groupe car il semble y avoir une évolution différente de la queue dans les différents groupes d'hôtes.

Il semble que l'on puisse distinguer 2 lignées évolutives qui aboutissent à une réduction de la queue par 2 voies différentes (fig. 1) :

a) dans l'une, elle se réduit en diamètre, prenant l'allure d'une fine pointe dorsale, dont l'insertion peut même être déportée sur la face dorsale;

b) dans l'autre, la queue conserve un diamètre important et reste dans le prolongement du corps, mais sa pointe terminale se réduit de plus en plus, et la queue se trouve finalement tronquée au niveau de la dernière paire de papilles.

Corrélativement on note dans chaque lignée :

— une réduction des pédoncules des papilles qui aboutit à les rendre indépendantes des ailes caudales,

— une disparition des ailes caudales.

En outre certains genres se distinguent par des caractères qui les placent sur des petites lignées divergentes, ce sont :

— soit une modification de la symétrie triradiée de l'extrémité céphalique;

— soit une conservation de l'élargissement ancestral du corpus œsophagien, qui devient cylindrique dans les autres genres;

— soit un allongement de l'isthme œsophagien.

La distinction entre ces 2 lignées semble moins artificielle qu'on ne pourrait le craindre : en effet, nous constatons qu'elles correspondent à 2 groupes d'hôtes bien différents : à la première lignée appartiennent tous les parasites d'Amphibiens et de Reptiles carnivores, principalement des Sauriens. La seconde lignée groupe au contraire tous les parasites de Tortues herbivores (à une exception près).

Entre ces deux groupes, les espèces parasites d'Uromastix et d'Iguanidés herbivores constituent un ensemble intermédiaire se plaçant dans des genres particuliers ou même dans certains genres appartenant à l'une ou à l'autre des deux lignées principales.

Source : MNHN, Paris

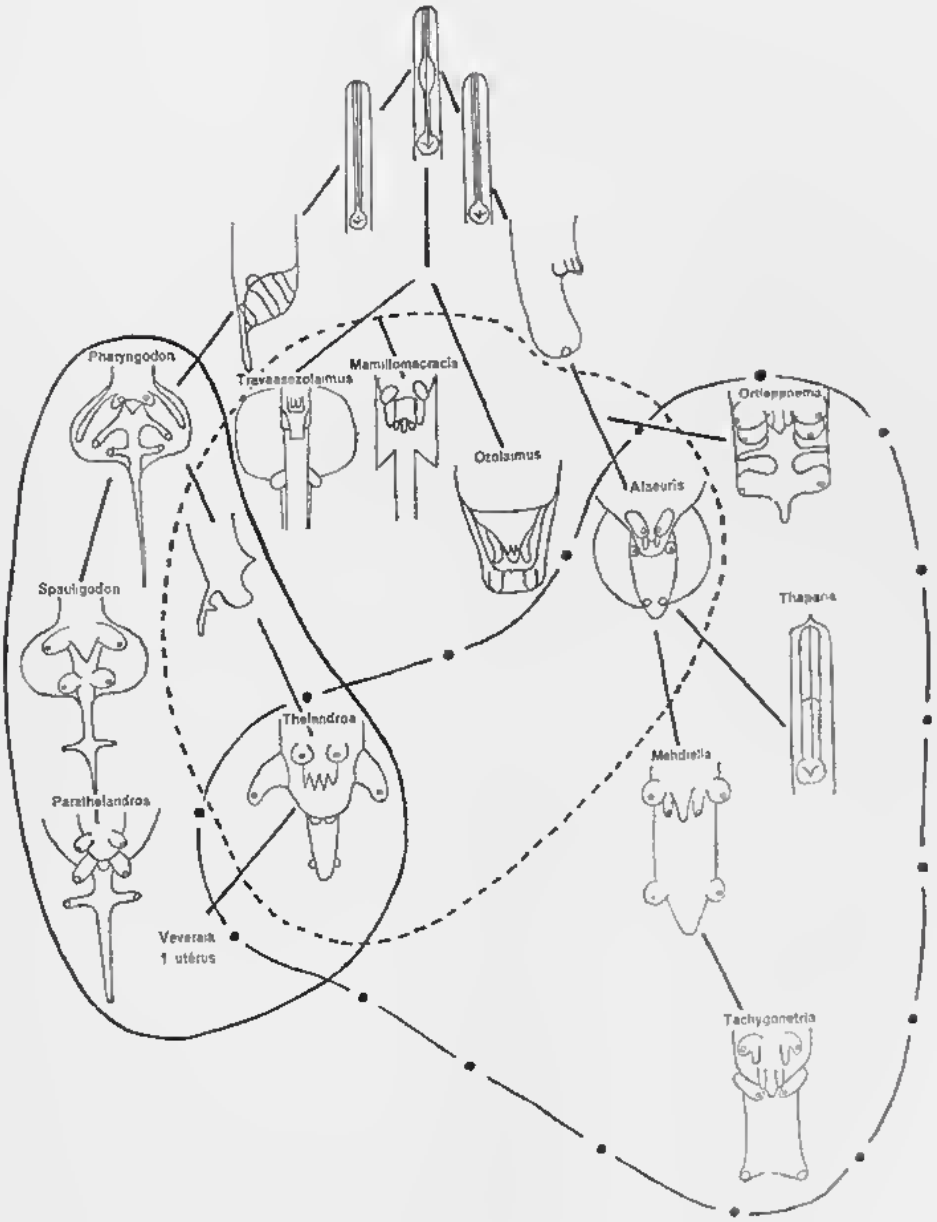


Fig. 1. — Lignées évolutives des *Pharyngodoninae*.
——— Oxyures d'Amphibiens et de Reptiles carnivores.
– – – – Oxyures parasites d'*Uromastix* et d'Iguanidés herbivores.
— • — Oxyures de Tortues herbivores.

Source : MNHN, Paris

Par la longueur de la pointe caudale et l'hypertrophie des papilles, les parasites de la première lignée semblent dans l'ensemble plus primitifs que ceux de la seconde, et ceci est chez les *Pharyngodoninae* la trace d'une spécificité phylogénique puisque ces parasites sont inféodés à des Reptiles carnivores qui sont réputés d'évolution plus ancienne que les *Testudinidae*.

Le sommet de l'évolution est présenté par le genre hyperspécialisé *Tachygonetria*, qui ne possède plus ni ailes caudales ni pointe caudale, et qui est le genre caractéristique des *Testudinidae* de la région paléarctique.

Nous donnons ci-dessous un tableau dichotomique des différents genres. Nous avons éliminé de ce tableau 2 caractères considérés généralement comme d'importance générique :

— la présence ou l'absence d'une pièce accessoire, pour les raisons exposées plus haut;

— la présence ou l'absence d'ailes latérales. Fitzsimmons (1961) a constaté chez un Atractide, *Labiduris africana* Gedoelst 1916 que les ailes pouvaient être présentes ou absentes suivant la Tortue examinée. Ce phénomène avait déjà été observé par Chabaud et Golvan (1957), chez les mâles de *Thelandros bulbosus* (Linstow 1899). Ce caractère ne peut donc être pris comme caractère générique et ceci entraîne la mise en synonymie des genres *Alaeuris*, Thapar 1925 et *Pseudalaeuris* Walton 1942.

Les genres *Paralaeuris* Cuckler 1938 et *Thelastomoides* Walton 1927, étant insuffisamment connus, n'ont pas été placés dans le tableau. Nous avons considéré, suivant Baylis (1936), le genre *Parapharyngodon* Chatterji 1933 comme synonyme de *Thelandros* Wedl 1862 et suivant Inglis, Diaz-Ungria et Coles (1960), le genre *Macracis* Gedoelst 1916 comme synonyme de *Ozolaimus* Dujardin 1845.

1 (14) Queue du ♂ réduite en vue latérale à un appendice très étroit, souvent déporté dorsalement. Parasites d'Amphibiens et de Reptiles carnivores, ou plus rarement de Reptiles herbivores.

2 (11) Corpus œsophagien cylindrique.

3 (8) Vulve pré-équatoriale. Parasites d'Amphibiens et de Reptiles carnivores.

4 (7) Ailes caudales présentes.

5 (6) Ailes caudales englobant la dernière paire de papilles caudales . . . . . **Pharyngodon** Diesing 1861.

6 (5) Ailes caudales n'englobant pas la dernière paire de papilles caudales **Spauligodon** Skrjabin, Schikhobalova et Lagodovskaja 1960.

7 (4) Ailes caudales absentes . . . . . **Parathelandros** Baylis 1930.

8 (3) Vulve équatoriale ou post-équatoriale. Parasites d'Amphibiens et de Reptiles carnivores et de Reptiles herbivores.

9 (10) 2 utérus. . . . . **Thelandros** Wedl 1862.

10 (9) 1 utérus. . . . . **Veversia** Thapar 1925.

11 (2) Corpus œsophagien dilaté.

12 (13) Ailes caudales présentes, vulve au milieu du corps. . . . . **Travassozolaimus** Vigueras 1938.

Source : MNHN, Paris

13 (12) Ailes caudales absentes, vulve dans la moitié antérieure du corps . . . . . **Mamillomacracis** Dosse 1939.

14 (1) Queue du ♂ conservant en vue latérale une largeur importante. Parasites de Reptiles herbivores, principalement de Tortues.

15 (16) Bouche pourvue de reliefs cuticulaires latéraux . . . . . **Ozolaimus** Dujardin 1845.

16 (15) Bouche dépourvue de reliefs cuticulaires latéraux.

17 (18) Isthme œsophagien très allongé . . . . **Thaparia** Ortlepp 1933.

18 (17) Isthme normal.

19 (22) Ailes caudales présentes.

20 (21) Papilles soutenant les ailes caudales. . . . . **Ortleppnema** n. g.

21 (20) Ailes caudales indépendantes des papilles. **Alaeuris** Thapar 1925.

22 (19) Ailes caudales absentes.

23 (24) Queue terminée par une pointe. . . . **Mehdiella** Seurat 1918.

24 (23) Queue tronquée à l'extrémité . . . **Tachygonetria** Wedl 1862.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LES ESPÈCES CHEZ LES ATRACTIDES

Les espèces actuellement connues d'*Atractidae* parasites de *Testudinidae* se répartissent dans 5 genres, dont le plus important est le genre *Atractis*. Nous parlerons en outre dans ce chapitre des 2 espèces du genre *Raillietnema* parasites de Tortues africaines qui, bien qu'appartenant aux *Cosmocercidae*, sont très proches des *Atractidae* et constituent le lien entre les 2 familles.

A. — GENRE *ATRACTIS* DUJARDIN 1845.

Espèce-type : **Atractis dactyluris** (Rudolphi 1819)

Les principaux caractères distinctifs du genre sont :

— *La structure apicale.*

La bouche est entourée par 3 lèvres très profondément échancrées, donnant l'apparence de 6 lèvres transparentes. En face des 6 lèvres, se trouvent 6 papilles allongées, correspondant aux 2 amphides et aux 4 papilles submédianes.

— *L'œsophage.*

Il est constitué de 2 parties de longueurs à peu près égales. La partie antérieure est garnie de 6 baguettes chitinoïdes longitudinales.

— *L'appareil génital femelle.*

Il est impair avec un ovaire piriforme et une vulve située légèrement en avant de l'anus. Chez les femelles pleines, l'utérus contient plusieurs larves de grande taille.

— *Les organes copulateurs mâles.*

Ils sont constitués par 2 spicules inégaux et un gubernaculum.

— *L'ornementation de la face ventrale du mâle.*

Chez plusieurs espèces, une ornementation cuticulaire est décrite sur la face ventrale du mâle : il s'agit de petites granulations ou de petites épines dont la disposition varie suivant les espèces. Bien que chez beaucoup d'espèces elle ne soit pas signalée, cette ornementation existe vraisemblablement chez presque toutes et elle constitue un bon élément de différenciation des sous-espèces.

Ce genre comprend de nombreuses espèces, dans la distinction desquelles règne une certaine confusion : en effet, CABALLERO (1944), dans sa clef dichotomique des espèces, et BERENGUER (1947) ont pris pour description d'*Atractis dactyluris* la description de THAPAR (1925), qui ne correspond pas en réalité à cette espèce. De plus, certaines synonymies établies par CABALLERO nous semblent discutables.

Source : MNHN, Paris

Nous donnerons d'abord la description d'une espèce nouvelle trouvée chez une tortue malgache, puis nous apporterons quelques observations sur l'espèce *Atractis dactyluris*, qui comprend plusieurs sous-espèces, nous établirons une nouvelle espèce pour les spécimens d'*Atractis dactyluris* décrits par THAPAR, nous discuterons sur l'individualité de l'espèce *Atractis granulosa* et de ses synonymes, et nous donnerons enfin une brève récapitulation de toutes les espèces du genre, ce qui nous permettra de caractériser morphologiquement le groupe des espèces parasites de *Testudinidae*.

1. Atractis chabaudi n. sp. (fig. 2)

De très nombreux spécimens adultes et larvaires ont été récoltés par E. R. BRYGOO dans le côlon d'une *Pyxis arachnoïdes* Bell (1) (n° 1000 F) (2), venant du Sud de Madagascar; ils étaient associés à plusieurs espèces d'Oxyures. L'espèce a été retrouvée chez 2 autres *Pyxis arachnoïdes* (1006 F et 85 Q), associée à de nombreux spécimens de *Labiduris brygooi* et à plusieurs espèces d'Oxyures.

La description correspond à des spécimens récoltés chez la Tortue 1000 F.

Description :

Aspect comparable à celui des autres espèces du genre, avec extrémité postérieure très effilée dans les deux sexes. Tête plate, séparée du corps par un léger sillon. Les trois lèvres s'articulent entre elles par des angles fortement chitinoïdes, très finement striés qui s'enfoncent dans le parenchyme céphalique et sont recouverts en surface par une membrane transparente concave en avant. Chacune des trois lèvres est profondément incisée, si bien que la bouche est entourée de six lamelles transparentes. Les 4 axes submédians portent un filet sensoriel comprenant d'arrière en avant une papille latéro-médiane, une papille médio-médiane et une papille du cycle interne. Les deux axes latéraux portent chacun une amphide et un filet antérieur et ventral correspond à la papille latérale du cycle interne. L'anatomie céphalique est donc extrêmement proche de celle des *Falcaustra* du groupe *Zanclophorus*. Œsophago comparable à celui des autres espèces du genre, avec bulbe assez petit. Pore excréteur un peu en arrière de l'œsophage formant un anneau chitinoïde de 60 µ de diamètre environ, avec une très fine striation qui lui donne un peu l'aspect d'une ventouse de Trématode.

Mâle : Long de 4 à 4,5 mm, large de 145 µ. Œsophage total long de 600 µ avec portion antérieure de 330 µ, isthme de 150 µ et bulbe de 120 × 100 µ. Anneau nerveux et pore excréteur à 390 µ et 800 µ de l'apex. Queue longue au total de 410 µ, dont une pointe terminale de 150 µ. Spicule gauche long de 350 µ, spicule droit de 120 µ, et gubernaculum de 130 µ. Dix paires de papilles, dont trois sur une ligne plus dorsale, réparties comme l'indiquent les figures C et F. La disposition des papilles est très constante sur tous les spécimens examinés. Testicule replié à 2 mm de l'extrémité antérieure. En avant de l'extrémité proximale des spicules, la cuticule ventrale est ornée d'une bande médiane brune, longue de 900 µ et large de 22 µ, constituée par des rangées transversales d'environ 16 petites perles cuticulaires.

Femelle : Corps long de 4,7 à 5,1 mm, large de 180 µ. Œsophage total long de 670 µ, avec partie antérieure de 360 µ, isthme de 180 µ et bulbe de 130 × 90 µ. Anneau nerveux et pore excréteur à 400 µ et 830 µ de l'apex. Queue longue de 570 µ, avec phasmides à 155 µ de l'extrémité postérieure. Vulve non saillante située à 50 µ en avant de l'anus. Monodelphie, avec ovaire gros et court et 2 ou 3 œufs ou larves de grande taille en cours de développement dans l'utérus.

---

(1) Les Chéloniens cités dans le présent travail sont désignés conformément à la nomenclature adoptée par H. WERMUTH et R. MERTENS dans leur traité : Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen de 1961. (Sauf une exception pour *Testudo tentoria verreauxi*.)

(2) Les numéros indiqués correspondent à des numéros d'autopsies enregistrées dans les Cahiers d'expérience F et Q du laboratoire de Zoologie (Vers) du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

Une espèce du genre *Atractis*, *Atractis morinae* Baer 1936 est déjà connue chez une tortue malgache (*Testudo radiata*). Cette espèce possède une ornementation ventrale constituée par une bande impaire de petites granulations, ce qui la rapproche de la nôtre; cependant, elle est légèrement plus grande, et surtout possède une queue beaucoup plus longue et effilée;

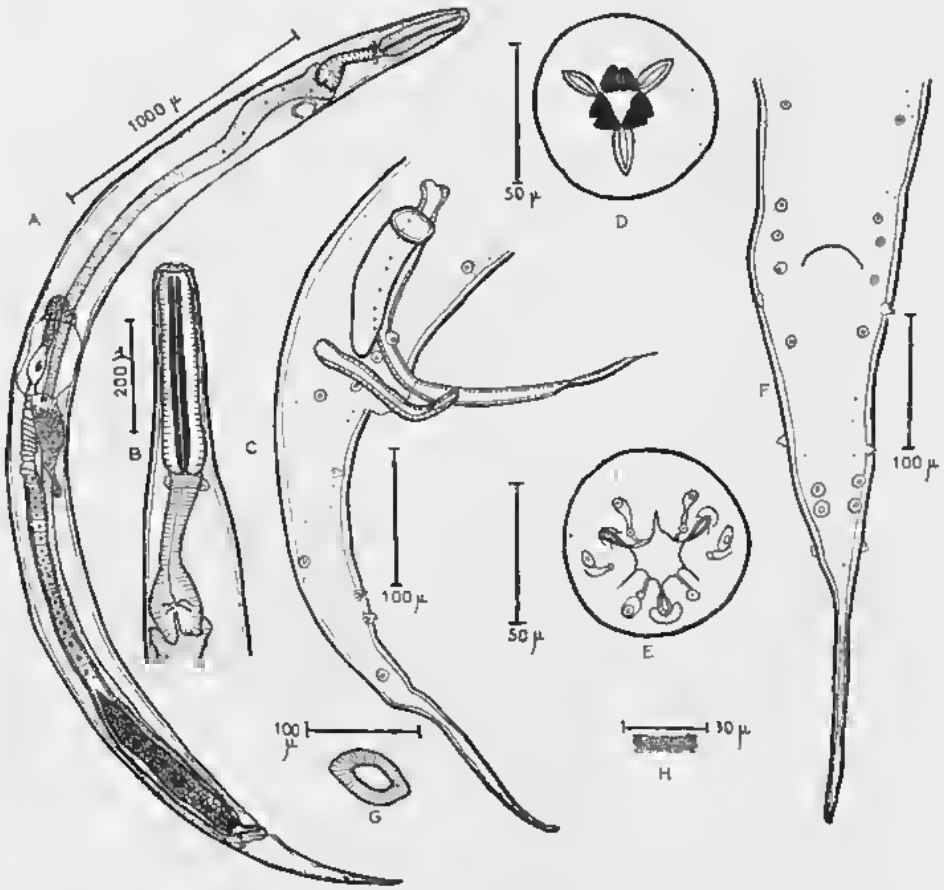


FIG. 2. — *Atractis chabaudi* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Œsophage, vue latérale; C, Extrémité postérieure du mâle, vue latérale; D, Tête de la femelle, vue apicale profonde; E, Tête de la femelle, vue apicale superficielle; F, Queue du mâle, vue ventrale; G, Pore excréteur de la femelle; H, Détail de l'ornementation cuticulaire du mâle, vue ventrale.

de plus, la disposition des papilles caudales du ♂, très constante chez tous nos spécimens, est différente dans l'espèce de BAER. Il s'agit donc de 2 espèces différentes.

Les espèces du genre qui sont les plus proches de la nôtre par leurs mensurations générales, et en particulier celles de leurs queues, sont *Atractis granulosa* (Railliet et Henry 1912), d'une Tortue indo-malaise et *Atractis impura* Caballero 1944 d'une Tortue américaine. L'identification de notre espèce à l'une d'entre elles est peu vraisemblable en raison de l'éloignement

Source : MNHN, Paris

géographique des hôtes. *A. granulosa* se différencie immédiatement de la nôtre par son ornementation faite de 2 bandes de granulations et non d'une seule. *A. impura* est petite, d'après les mensurations données par Caballero, mais Brènes et Bravo-Hollis ont retrouvé l'espèce chez *Kinosternon cruentatum* et donnent des mesures nettement plus grandes et très proches de celles de notre espèce. La queue du mâle est cependant légèrement plus grande chez notre espèce et l'ornementation ventrale de *A. impura* est constituée de 2 bandes continues de petites granulations (fig. 3), ainsi que nous avons pu le constater sur le matériel qui nous a été très obligeamment communiqué par le Professeur Caballero. Nous considérons donc notre espèce comme nouvelle et l'appelons *Atractis chabaudi*.

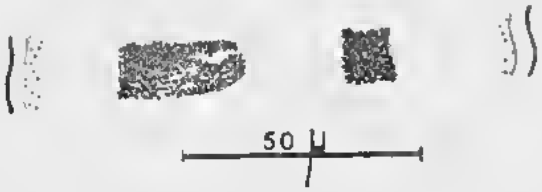


Fig. 3. — *Atractis impura* Caballero 1944. Détail de l'ornementation cuticulaire de la face ventrale du mâle.

2. Considérations sur **Atractis dactyluris** (Rudolphi 1819)

L'espèce *Atractis dactyluris* est généralement considérée comme très cosmopolite. Walton (1942), Dubinina (1947), puis Bérenguer dans sa révision de la famille des *Atractidae* (1947) donnent pour cette espèce une liste d'hôtes d'habitats très différents et de distributions géographiques très éloignées (*Testudo graeca*, *Testudo tabulata*, *Podocnemis*, etc.). Baylis et Daubney (1922) signalent cette espèce chez *Testudo elongata* au Bengale et Thapar (1925) donne sous le nom d'*Atractis dactyluris* la description d'une espèce trouvée chez *Testudo tabulata* qui est une Tortue américaine.

Or nous avons pu nous-même examiner des spécimens d'*Atractis* trouvés chez des Tortues diverses de la région paléarctique, et nous avons constaté que, chez des hôtes d'origines géographiques relativement peu éloignées, nous trouvions des variétés différentes, nécessitant la création de sous-espèces; il semble donc qu'une révision des notions existant actuellement sur l'espèce soit nécessaire :

Nous avons distingué 3 sous-espèces différentes chez les Tortues paléarctiques :

a) *Atractis dactyluris dactyluris* (Dujardin).

Nous avons trouvé cette variété chez des *Testudo graeca graeca* (L.) provenant d'Algérie et chez des *Testudo hermanni* Gmelin provenant de Rome; le nom d'*Atractis dactyluris* a été attribué par Rudolphi à une espèce trouvée chez une *Testudo graeca* à Rome; il s'agit donc selon toute probabilité de cette variété.

Source : MNHN, Paris

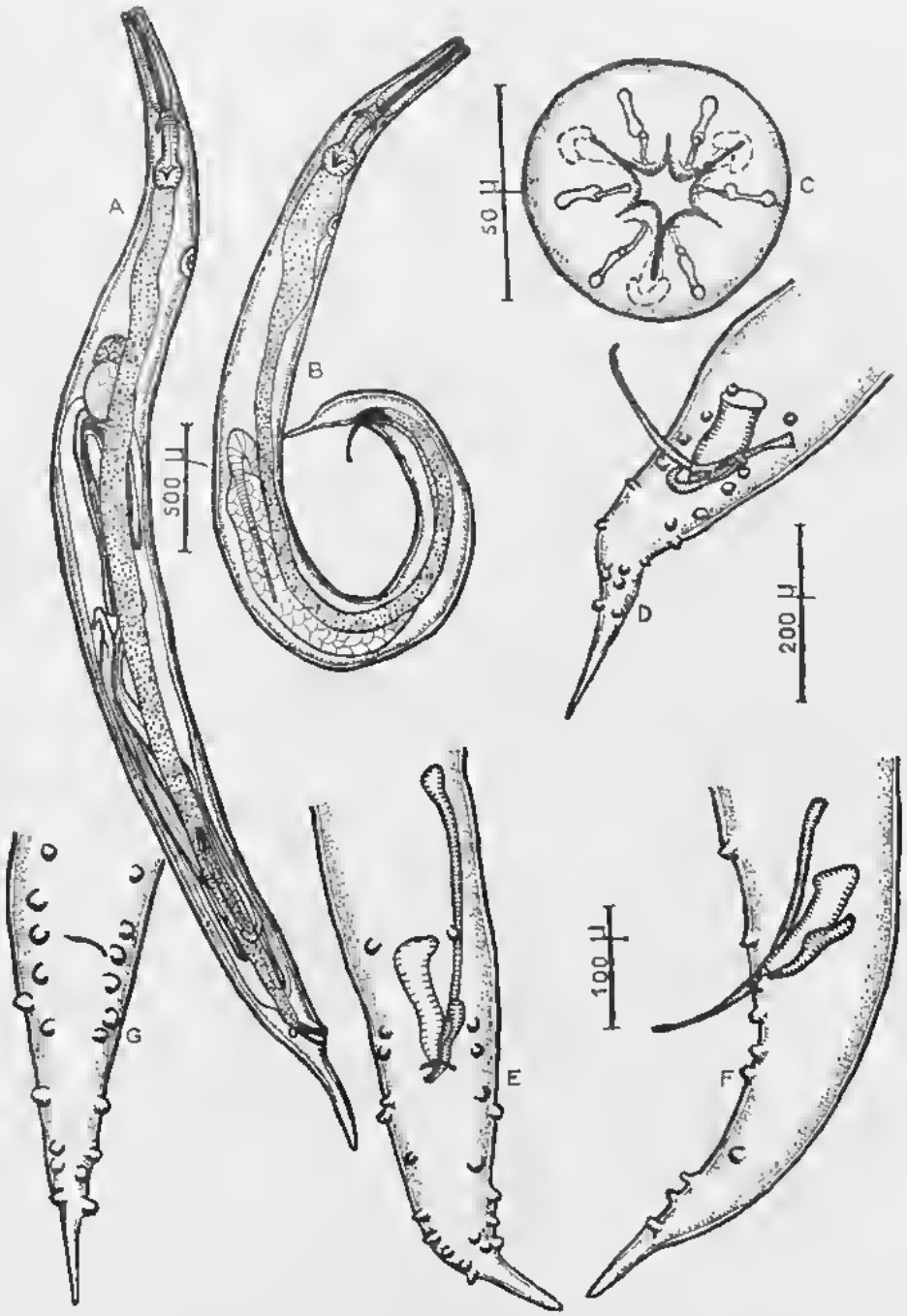


FIG. 4. — *Atractis dactyluris* (Rud.).

A, B, C, D, E, F : *Atractis dactyluris dactyluris.*

A, B, C, D : spécimens parasites d'une *Testudo graeca graeca* algérienne.

E, F : spécimens parasites d'une *Testudo hermanni* romaine.

A, Femelle, vue latérale; B, Mâle, vue latérale; C, Extrémité antérieure, vue apicale (les traits en tirets indiquent une vue plus profonde); D, Extrémité postérieure d'un mâle, vue ventrale; E, Extrémité postérieure d'un mâle, vue ventrale; F, Extrémité postérieure d'un mâle, vue latérale; G, *Atractis dactyluris baltazardi*, Extrémité postérieure d'un mâle, vue ventrale.

A, B : échelle : 500 µ; C : échelle 50 µ; D, G : échelle : 200 µ; E, F : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce est très bien décrite par de nombreux auteurs, en particulier par HALLEZ (1887) et nous donnons simplement une planche de figures (fig. 4) et les principales mensurations de spécimens appartenant à chacun des 2 lots (tableau n° 1).

		Spécimen trouvé chez une *Testudo hermanni*.	Spécimen trouvé chez une *Testudo graeca graeca* algérienne.
♀	Long. totale	4,8 mm	4,6 mm
	Long. Œsoph. 1re Partie	410 µ	370 µ
	Long. Œsoph. 2e Partie	360 µ	280 µ
	Long. de la Queue	440 µ	390 µ
	Dist. vulve-anus	60 µ	70 µ
	Dist. pore excrét. à extrém. antér.	1 mm	1 mm
♂	Long. totale	4,4 mm	4,3 mm
	Long. œsophage 1re Partie	430 µ	380 µ
	2e Partie	330 µ	300 µ
	Dist. pore excrét. à extrém. ant.	990 µ	950 µ
	Long. de la Queue	300 µ	320 µ
	Long. de la Pointe caudale (au delà des dern. papil. caud.)	90 µ	125 µ
	Spicule droit	110 µ	100 µ
	Spicule gauche	270 µ	280 µ
	Gubernaculum	90 µ	110 µ
	Long. ornementation	1 050 µ	1 150 µ

TABLEAU N° 1 : Principales mensurations de spécimens d'*Atractis dactyluris dactyluris* récoltés respectivement chez une *Testudo hermanni* et une *Testudo graeca graeca*.

Signalons que nous avons observé 10 paires de papilles caudales, disposées comme l'indiquent les figures D et F sur la plupart des spécimens que nous avons examinés, alors que beaucoup d'auteurs n'en indiquent que 9 paires; sur un spécimen trouvé chez *Testudo hermanni*, il existait même une paire post-cloacale supplémentaire (fig. E).

Source : MNHN, Paris

L'ornementation ventrale du mâle est dans les 2 lots identique à celle qui a été décrite par HALLEZ, c'est-à-dire qu'elle est constituée de deux rangées longitudinales de petits massifs de granulations isolés les uns des autres (fig. 5, A). Nous nommons cette sous-espèce *Atractis dactyluris dactyluris*.

b) *Atractis dactyluris baltazardi* n. s. sp. (fig. 4, G et fig. 5, B).

Chez les *Testudo graeca zarudnyi* Nikolskij provenant d'Iran, nous avons trouvé des spécimens très proches des précédents, mais qui en diffèrent par l'ornementation ventrale du mâle (fig. 5, B) : celle-ci est en effet constituée par 2 bandes longitudinales continues, qui ne se fragmentent légèrement qu'à leurs extrémités; chaque bande est formée de rangées transversales plus ou moins régulières de petites épines.

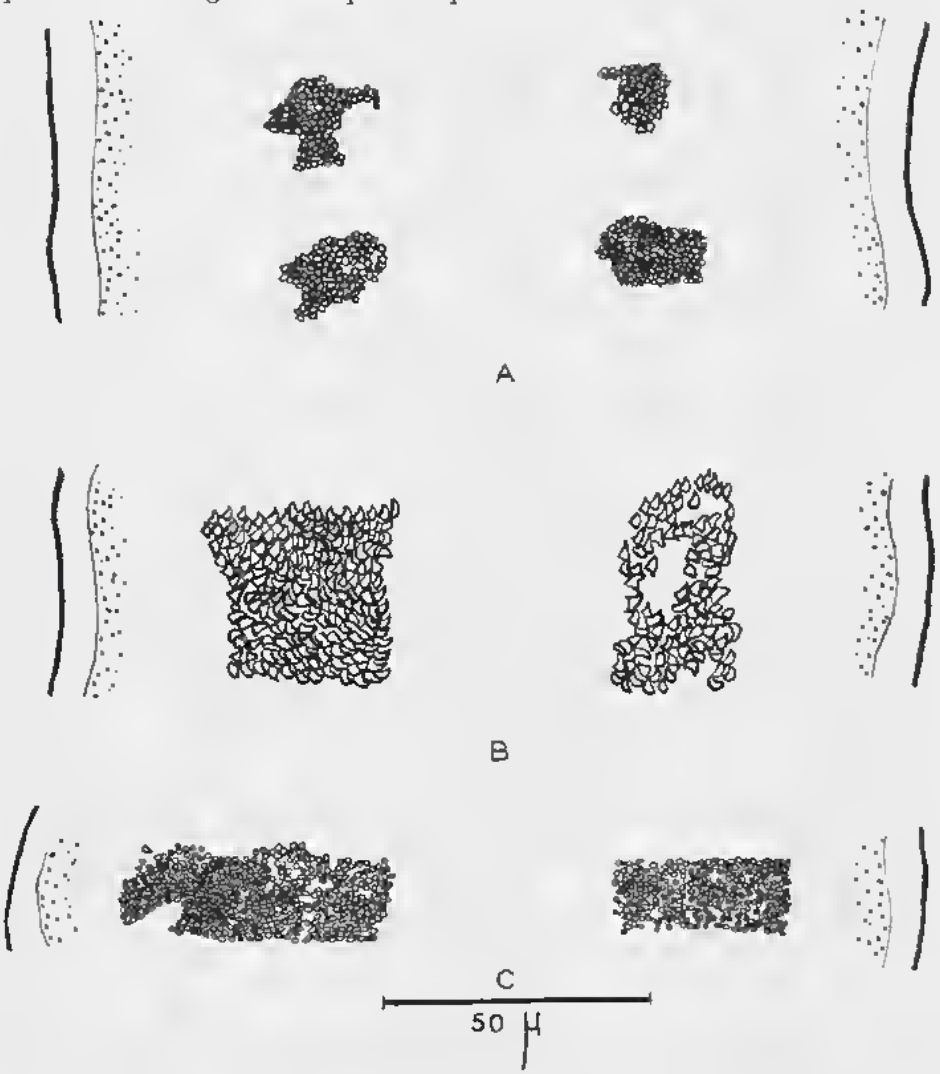


FIG. 5. — *Atractis dactyluris*. Détails de l'ornementation cuticulaire de la face ventrale des mâles; A, *Atractis dactyluris dactyluris*; B, *Atractis dactyluris baltazardi*; C, *Atractis dactyluris dubininae*.

Source : MNHN, Paris

Nous donnons les principales mensurations d'un spécimen mâle et d'un spécimen femelle :

Femelle : longueur totale : 5 mm; longueur de l'œsophage = 1re partie : 400 µ; 2e partie : 275 µ; longueur de la queue : 350 µ; distance de la vulve à l'anus : 50 µ.

Mâle : longueur totale : 4 mm; longueur de l'œsophage = 1re partie : 420 µ; 2e partie : 260 µ; longueur de la queue : 340 µ, avec une pointe caudale de 90 µ; spicule droit : 140 µ; spicule gauche : 370 µ; gubernaculum : 110 µ.

La différence d'ornementation ne nous semble pas suffisante pour distinguer 2 espèces et nous créons seulement pour les spécimens d'Iran la sous-espèce : *Atractis dactyluris baltazardi* n. s. sp.; les spécimens-types ont été pris chez la *Testudo* 53 Q.

c) *Atractis dactyluris dubininae* n. s. sp. (fig. 5, C).

L'*Atractis dactyluris* est décrit chez la *Testudo horsfieldii* Gray du Tadjikistan par Dubinina (1949). Nous avons trouvé très peu d'*Atractis* chez les quelques *Testudo horsfieldii* que nous avons eues en notre possession, cependant la Tortue 64 Q possédait un assez grand nombre de larves, quelques femelles jeunes et de très rares mâles adultes; nous avons pu constater chez ceux-ci que l'ornementation de la face ventrale présente un 3e aspect (fig. 5, C). Elle est constituée de deux bandes continues, mais dont les granulations sont beaucoup plus petites que chez les spécimens d'Iran. Nous pensons donc que l'*Atractis dactyluris* des *Testudo horsfieldii* constitue une 3e sous-espèce que nous nommons : *Atractis dactyluris dubininae* n. s. sp.

Nous donnons les principales dimensions d'une femelle jeune et des organes copulateurs d'un mâle :

Femelle jeune : longueur totale : 5,1 mm; longueur de l'œsophage : 1re partie : 450 µ; 2e partie : 300 µ; longueur de la queue : 450 µ; distance de la vulve à l'anus : 70 µ.

Mâle : Spicule droit : 120 µ; spicule gauche : 325 µ; gubernaculum : 115 µ.

Les spécimens-types ont été pris chez la *Testudo* 64 Q.

3. **Atractis thapari** n. sp.
(= A. dactyluris sensu Thapar 1925)

Étant donné la très grande spécificité géographique d'*Atractis dactyluris*, il est très peu probable qu'elle se rencontre chez une *Testudo elongata* Blyth au Bengale et chez une *Testudo tabulata* Walbaum américaine.

En effet, l'espèce décrite sous le nom d'*Atractis dactyluris* par Thapar chez *Testudo tabulata* possède une queue extrêmement longue, 830 µ chez la femelle et 530 µ chez le mâle, avec une pointe caudale de 247 µ; ceci la différencie immédiatement de l'*Atractis dactyluris* décrit en Europe, et il s'agit donc d'une autre espèce, que nous appelons *Atractis thapari*, n. sp.

Par sa taille et la longueur de sa queue, *Atractis thapari* se rapproche surtout de l'*Atractis morinae* malgache, la queue est cependant nettement plus longue chez *Atractis morinae*.

4. Considérations sur **Atractis granulosa** (Railliet et Henry 1912)

L'espèce trouvée par Baylis et Daubney chez *Testudo elongata* au Bengale n'est donc pas *Atractis dactyluris*; il s'agit peut-être, étant donné sa provenance, d'*Atractis granulosa* décrite comme sous-espèce de *Atractis dactyluris* par Railliet et Henry (1912) chez *Testudo emys* Schlegel et Müller et élevée à juste titre au rang d'espèce par Baer (1936).

Source : MNHN, Paris

RAILLIET et HENRY avaient créé la variété *Atractis dactyluris granulosa* en se basant sur l'ornementation ventrale du mâle, constituée d'une paire de bandes granuleuses continues et non de massifs isolés les uns des autres; nous venons de voir que ce type d'ornementation se retrouvait chez les variétés iraniennes et transcaspiennes d'*Atractis dactyluris*, mais l'espèce de RAILLIET et HENRY s'oppose à celles-ci par la longueur et la forme de la queue : chez les mâles en particulier, ces auteurs signalent une queue de 500 à 525 µ, dont le 1/3 postérieur est rétréci en une pointe subulée; ceci correspond à une pointe caudale de 166 µ, c'est-à-dire beaucoup plus longue que celle des variétés d'*Atractis dactyluris* qui ne mesure que 90 µ à 125 µ. Ce caractère nous semble suffisant pour justifier la distinction de 2 espèces différentes.

CABALLERO (1944) met en synonymie avec *Atractis granulosa* les 2 espèces *Atractis fasciolata* Gendre 1909 de Guinée et *Atractis morinae* Baer 1936 de Madagascar, en se basant sur le fait que les 3 espèces possèdent 10 paires de papilles caudales et une ornementation ventrale identique. Ces synonymies sont peu vraisemblables en raison de l'endémisme des Tortues et les 3 espèces se distinguent les unes des autres par la longueur de leurs queues : 680 µ chez le mâle pour *Atractis morinae*, 500 µ pour *Atractis granulosa* et 343 µ seulement pour *Atractis fasciolata*. Nous n'acceptons donc pas ces synonymies.

5. Récapitulation des différentes espèces du genre **Atractis** et conclusions

Le genre *Atractis* possède actuellement à notre connaissance 17 espèces (1) qui se répartissent dans toutes les régions du monde, et qui se rencontrent, à la différence des genres d'Oxyuridae, aussi bien chez les Tortues aquatiques et carnivores que chez les Tortues terrestres. Il en existe également chez les Iguanidés et une espèce est décrite chez un Amphibien. Nous en donnons la liste ci-dessous, en les énumérant dans la mesure du possible suivant leurs affinités réciproques.

— *A. dactyluris* Rudolphi 1819, qui comprend 3 sous-espèces :
  — *A. d. dactyluris* (Rud.), parasite de *Testudo graeca* et *Testudo hermanni* en Europe et en Afrique du Nord.
  — *A. d. baltazardi* n. s. sp., parasite de *Testudo graeca zarudnyi* en Iran.
  — *A. d. dubininae* n. s. sp., parasite de *Testudo horsfieldii*.

— *A. emilii* Berenguer 1945, parasite de *Testudo graeca* aux Baléares. Cette espèce est très proche de *Atractis dactyluris* et n'en est peut-être qu'une sous-espèce.

— *A. africana* Ortlepp 1933, parasite de *Testudo tentoria verreauxi* (2) (Smith) en Afrique du Sud.

---

(1) Nous ne comprenons pas dans le genre l'espèce *Paratractis hystrix* (Diesing 1851) qui a été redécrite et retirée du genre *Atractis* par SARMIENTO (1959).

(2) Cette Tortue a été décrite par A. SMITH sous le nom de *Testudo verroxii*. GRAY a corrigé l'orthographe et désigne la Tortue sous le nom de *Peltastes verreauxii*. WERMUTH et MERTENS reprennent l'orthographe originale de *verroxii*. En fait, l'espèce a certainement été dédiée à Jules VERREAUX, voyageur et naturaliste, mort en 1873. Nous désignons donc la Tortue sous le nom de *Testudo tentoria verreauxi*.

Source : MNHN, Paris

— *A. fasciolata* Gendre 1909, parasite de *Kinixys belliana* Gray en Guinée.

— *A. chabaudi* n. sp., parasite de *Pyxis arachnoïdes* Bell à Madagascar.

— *A. granulosa* (Railliet et Henry 1912 sous-espèce), parasite de *Testudo emys*, Schlegel et Müller, Tortue appartenant à la faune indo-malaise.

— *A. impura* Caballero 1944, parasite de *Gopherus polyphemus* (Daudin) en Amérique du Nord.

— *A. thapari* n. nov. (Thapar 1925), parasite de *Testudo tabulata* Walbaum, qui est une Tortue d'Amérique du Sud.

— *A. morinae* Baer 1936, parasite de *Testudo radiata* Shaw à Madagascar.

— *A. perarmata* Linstow 1910, parasite de *Kinixys belliana* Gray en Afrique Occidentale.

— *A. caballeroi* Brenes et Bravo-Hollis 1960, parasite de *Kinosternon cruentatum* Duméril, Bibron et Duméril en Amérique Centrale.

— *A. carolinae* Harwood 1932, parasite de *Terrapene carolina triunguis* (Agassiz) au Texas.

— *A. trematophila* Travassos 1934, parasite d'une Tortue du Rio Amazone. Travassos la cite comme parasite d'un Trématode lui-même parasite de Tortue, mais nous avons déjà signalé avec A. G. Chabaud (1960) que les Nématodes étaient vraisemblablement des parasites de la Tortue ingérés par des Trématodes qui vivaient avec eux.

— A. *ortleppi* Thapar 1925, parasite de *Podocnemis unifilis* Troschel, qui est une Tortue du Nord de l'Amérique du Sud.

— *A. opeatura* Leidy 1891, et *A. cruciata* Linstow 1902, parasites d'Iguanidés d'Amérique du Sud et des Antilles.

Ces deux espèces ont été mises en synonymie par différents auteurs (Railliet et Henry 1912, Walton 1927); Perez-Vigueraz (1935), Caballero (1944) et Berenguer (1947) en font 2 espèces différentes.

— *A. waltoni* Berenguer 1947 (= *Atractis* sp.? Walton 1933), parasite de *Bufo variabilis* en Europe. Cette espèce n'est connue que par les femelles.

Si l'on excepte *A. waltoni*, dont les mâles sont inconnus, nous pouvons distinguer 2 groupes parmi ces espèces :

Le premier groupe présente chez le mâle 3 pièces copulatrices de formes remarquablement constantes chez toutes les espèces, même si leurs tailles varient quelque peu. Ces pièces ont été très bien décrites par plusieurs auteurs, Gendre en particulier :

- la première pièce est longue et mince, avec une tête un peu élargie en entonnoir et une extrémité distale fine et pointue; sa longueur varie de 270 µ à 500 µ, l'intervalle de variation pouvant atteindre 100 µ dans une même espèce;
- la deuxième pièce est courte et plus trapue, avec son extrémité distale recourbée en crochet; elle présente généralement une bosse sur sa face ventrale; sa longueur varie de 90 µ à 150 µ, l'intervalle de variation dans une même espèce pouvant atteindre 40 µ:

Source : MNHN, Paris

- la troisième pièce est tout à fait particulière : elle est en forme d'obus, son extrémité proximale s'abouche avec le canal déférent et son extrémité distale est percée d'un orifice; sa longueur varie de 90 µ à 147 µ, l'intervalle de variation dans une même espèce pouvant atteindre 25 µ. Les différents auteurs ne sont pas d'accord sur la signification des 2 dernières pièces : pour certains, c'est la 2e pièce qui est le gubernaculum, alors que pour d'autres, c'est la 3e pièce; nous ne déciderons pas de la question qui sort du cadre de notre travail; par commodité, nous avons appelé spicule la 2e pièce, car c'est la 3e qui semble jouer le rôle physiologique du gubernaculum.

A ce groupe, appartiennent les 10 premières espèces énumérées plus haut. Nous voyons qu'il comprend uniquement des parasites de Tortues terrestres, à l'exception de *A. impura*, décrite initialement chez une *Testudinidae*, mais qui a été retrouvée par Brenes et Bravo-Hollis chez une *Kinosternidae*. Toutes ces espèces sont très proches les unes des autres, et paraissent s'être différenciées par suite de l'éloignement géographique de leurs hôtes. Les éléments permettant de les distinguer sont :

- la taille plus ou moins grande, si l'on tient compte que la variation de taille individuelle dans une même espèce peut atteindre 1 mm et plus:
- la disposition et le nombre des papilles caudales; malheureusemen nous ne pouvons affirmer que les observations de tous les auteurs su ce point sont exactes, et nous avons observé chez *A. dactyluris* que l nombre des papilles peut varier d'un individu à l'autre.
- la disposition de l'ornementation cuticulaire ventrale du mâle; celle-c a malheureusement pu être omise de certaines descriptions;
- la longueur des queues, en particulier de la pointe caudale au-delà des dernières papilles post-cloacales chez le mâle. Chez *A. dactyluris* et *A. emilii*, la pointe caudale est courte et peu effilée, mesurant de 80 à 125 µ; elle est également relativement courte chez *A. africana* et *A. fasciolata;* elle devient nettement plus longue et effilée chez *A. chabaudi* (150 µ), *A. granulosa* (166 µ) et *A. impura* (130 µ à 150 µ); enfin, elle atteint une très grande taille chez *A. thapari* (247 µ) et *A. morinae*. Nous remarquons que le raccourcissement de la queue, qui est un caractère évolué, atteint son maximum chez les espèces parasites de Tortues paléarctiques et africaines.

Le deuxième groupe comprend des espèces dont les pièces copulatrices ne présentent pas la forme décrite plus haut, l'une des pièces au moins étant aberrante : chez *A. perarmata*, les 2 spicules sont très longs et subégaux; chez *A. opeatura* et *A. cruciata*, le petit spicule est plus long et plus mince que chez les espèces du premier groupe et assez semblable par sa forme au grand spicule; il en est de même chez *A. ortleppi;* chez *A. caballeroi*, *A. carolinae* et *A. trematophila*, le petit spicule est mince, peu chitinisé chez les 2 dernières espèces, et le gubernaculum n'a pas l'aspect décrit plus haut.

Nous voyons donc que le genre *Atractis* est représenté dans toutes les régions du Monde et comprend de très nombreuses espèces vicariantes, chaque région géographique possédant, contrairement aux monographies récentes sur le groupe, son espèce ou sa sous-espèce propre.

Source : MNHN, Paris

A l'intérieur du genre, les espèces parasites de *Testudinidae* constituent un groupe de formes très proches les unes des autres, paraissant s'être différenciées à partir d'une forme ancestrale commune déjà fixée dans tous ses caractères; les espèces parasites de Tortues paléarctiques et africaines semblent, par leur queue plus courte, être les plus évoluées de ce groupe.

B. — Genre *ORIENTATRACTIS* n. g.

Espèce-type : **Orientatractis levanhoai** n. g., n. sp.

De très nombreux spécimens d'une espèce appartenant à la famille des *Atractidae* nous ont été envoyés par le Dr Le Van Hoa, provenant de l'intestin d'une *Testudo elongata* (94 Q) du Jardin Botanique de l'Institut Pasteur de Saïgon.

Cette espèce n'a pu être placée dans aucun des genres actuellement connus et a nécessité la création d'un genre nouveau.

Orientatractis levanhoai n. g. n. sp. (fig. 6).

Description :

Corps long de 3 mm à 3,5 mm, très grêle et terminé par une queue extrêmement longue et effilée dans les 2 sexes.

La structure apicale est très complexe : il existe 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes; chaque amphide et chaque papille submédiane envoie vers l'avant un filet sensoriel aboutissant à une papille du cycle interne.

On observe 2 lèvres latérales superficielles et 4 lèvres submédianes plus profondes et à soutien chitinoïde en forme de X; la surface apicale est recouverte par une ornementation superficielle complexe.

L'œsophage est constitué de 2 parties de longueur comparable, par suite de l'allongement de l'isthme œsophagien; la première partie ne présente pas de baguettes chitinoïdes comme chez les *Atractidae*; la seconde partie se termine par un bulbe valvulé.

Le pore excréteur est entouré par un cercle de cuticule présentant des stries disposées radialement.

Femelle : principales dimensions d'une femelle longue de 3,4 mm : largeur maximum : 200 μ; longueur de l'œsophage : 390 μ (1re partie : 150 μ, 2e partie : 240 μ); anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 100 μ et 350 μ de l'extrémité antérieure; queue longue de 1 mm; vulve située à 50 μ en avant de l'anus.

L'appareil génital est monodelphe; il comprend un ovaire élargi en poire à son extrémité voisine de l'oviducte, un oviducte séparé de l'utérus par un sphincter muni de valves, un utérus très dilaté chez les femelles pleines et un ovéjecteur comprenant une trompe de 140 μ et un vagin à paroi chitinisée de 60 μ. La paroi du corps se rétrécit brusquement en dessous de la vulve.

Chez les femelles pleines, l'utérus peut contenir plus de 20 larves qui semblent toutes au même stade; elles mesurent environ 1,1 mm, montrent une tête identique à celle de l'adulte et un œsophage en 2 parties. Leur corps contient de nombreuses granulations réfringentes.

Mâle : principales dimensions d'un mâle de 3,3 mm : largeur maximum : 125 μ; longueur de l'œsophage : 390 μ (1re partie : 150 μ, 2e partie : 240 μ); pore excréteur et anneau nerveux respectivement à 50 μ et 300 μ de l'extrémité antérieure; queue longue de 800 μ; spicule droit long de 90 μ; spicule gauche long de 170 μ; gubernaculum long de 40 μ.

Il existe trois paires de papilles pré-cloacales et 5 paires de papilles post-cloacales disposées comme l'indiquent les figures J et K. Les 3 dernières paires post-cloacales présentent la même disposition sur tous les spécimens examinés : l'une des paires a ses 2 papilles situées dorsalement, les 2 autres paires sont ventrales, avec les papilles droites et gauches décalées : les papilles de droite étant situées beaucoup plus antérieurement que celles de gauche.

Source : MNHN, Paris

Il existe deux spicules longs et minces, de taille très inégale et un petit gubernaculum également mince, dont l'extrémité proximale est recourbée en crosse et l'extrémité distale incurvée ventralement.

Larves : A côté des adultes mâles et femelles, on trouve dans l'intestin de l'hôte des larves de différentes tailles (les plus petites que nous ayons trouvées mesuraient 1,4 mm et les plus grandes 2 mm), qui présentent une extrémité apicale et un œsophage semblables à ceux de l'adulte.

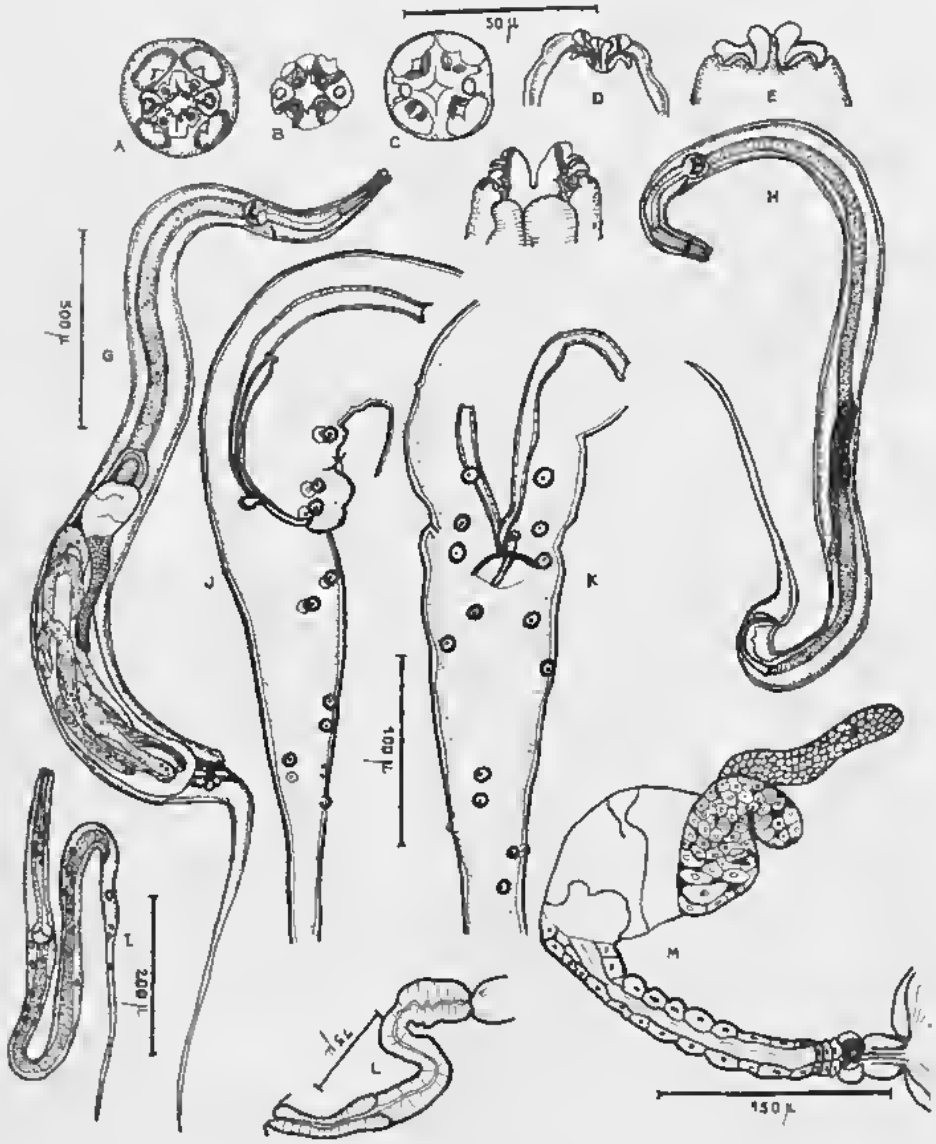


FIG. 6. — *Orientatractis levanhoai* n. g., n. sp. A, Extrémité antérieure, vue apicale superficielle; B et C, Extrémité antérieure, vues apicales profondes; D, Extrémité antérieure, vue médiane; E, Extrémité antérieure, vue latérale superficielle; F, Extrémité antérieure, vue latérale profonde; G, Femelle, vue latérale; H, Mâle, vue latérale; I, Larve trouvée dans l'utérus d'une femelle; J, Région cloacale du mâle, vue latérale; K, Région cloacale du mâle, vue ventrale (les papilles dessinées en trait fin sont vues par transparence); L, Ovéjecteur; M, Ovaire et oviducte.

A, B, C, D, E, F : échelle : 50 µ; G, H : échelle : 500 µ; I : échelle : 200 µ; J, K : échelle : 100 µ; L : échelle : 75 µ; M : échelle : 150 µ.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

Par sa viviparité et son appareil génital monodelphe, à vulve postérieure, l'espèce se place dans la famille des *Atractidae*.

Par son œsophage constitué de 2 parties de taille comparable, elle est proche du genre *Atractis*, mais la première partie de l'œsophage ne présente pas les baguettes chitinoïdes caractéristiques de ce genre. De plus, elle s'en éloigne par le grand nombre des larves présentes dans l'utérus des femelles mûres, et surtout par son extrémité apicale de structure tout à fait particulière et complexe que l'on peut rapprocher par la présence d'éléments de soutien chitinoïdes de celle du genre *Grassenema* parasite de Daman (voir Petter 1959).

Cette structure apicale nous semble assez particulière pour justifier la création d'un genre nouveau : *Orientatractis* n. g., ayant pour espèce-type : *Orientatractis levanhoai* n. sp.

Diagnose du genre : extrémité apicale de structure complexe, avec 2 lèvres latérales et 4 lèvres submédianes présentant des éléments de soutien chitinoïdes. Œsophage constitué de 2 parties de taille comparable. Deux spicules inégaux et un gubernaculum. Appareil génital monodelphe à vulve située au voisinage de l'anus. Utérus contenant de nombreuses larves chez les femelles mûres. Parasites de Reptiles.

C. — Genre *LABIDURIS* Schneider 1866

Espèce-type : **Labiduris gulosa** (Rudolphi 1819)

Le genre *Labiduris* comprend actuellement à notre connaissance 5 espèces, dont une nouvelle décrite ci-dessous; toutes ces espèces sont parasites de *Testudinidae*. Les récents travaux de Fitzsimmons (1961), puis de Inglis et Diaz-Ungria (1963), donnent une étude très complète de 3 des espèces connues alors et mettent au point la systématique du genre; nous donnerons donc simplement la description de l'espèce nouvelle trouvée chez une Tortue malgache et une brève récapitulation des espèces connues actuellement.

Labiduris brygooi n. sp. (fig. 7).

De très nombreux spécimens adultes et larvaires ont été récoltés par E. R. Brygoo (Tortue 1 006 F) et par nous-même (Tortue 85 Q) chez 2 *Pyxis arachnoïdes* provenant du Sud de Madagascar, associés à de très nombreux spécimens d'*Atractis chabaudi* et à de beaucoup plus rares spécimens de plusieurs espèces d'*Oxyuridae*.

La description correspond aux spécimens de la Tortue 1 006 F.

Description :

Tête formée par trois lèvres. La dorsale (fig. J) est petite et soudée aux latéro-ventrales. Elle porte sur la ligne dorsale une saillie bifide. La pulpe labiale, plus postérieure, est en forme de U, chaque branche arrondie portant deux petites papilles. Les deux lèvres latéro-ventrales ont une pulpe assez comparable à celle de la lèvre dorsale, avec un pédoncule dorsal portant une amphide et une papille, et un pédoncule ventral portant deux papilles. Les deux lèvres ventrales ne sont pas soudées ventralement l'une à l'autre mais se prolongent chacune par une grande aile ventrale transparente, les 2 ailes se recouvrant l'une l'autre sur l'axe ventral. En arrière chaque aile s'insère par un fort pédoncule postérieurement à la lèvre correspondante et se résoud ventralement en une quinzaine de fins filaments irrégullers dressés perpendiculairement à la paroi du corps. La cavité buccale, limitée par les 3 lèvres et les 2 ailes ventrales, est approximativement cylindrique, avec une cloison transversale insérée sur la paroi dorsale formant un plafond

Source : MNHN, Paris

peut-être mobile. Il semble également que les ailes labiales ventrales soient mobiles et permettent le passage des aliments. Le fond de la cavité buccale est armée de 3 curieuses formations chitinoïdes, en forme de fourche à 5 dents (fig. E), chacune étant insérée sur un lobe œsophagien. Œsophage comprenant d'avant en arrière un pharynx court,

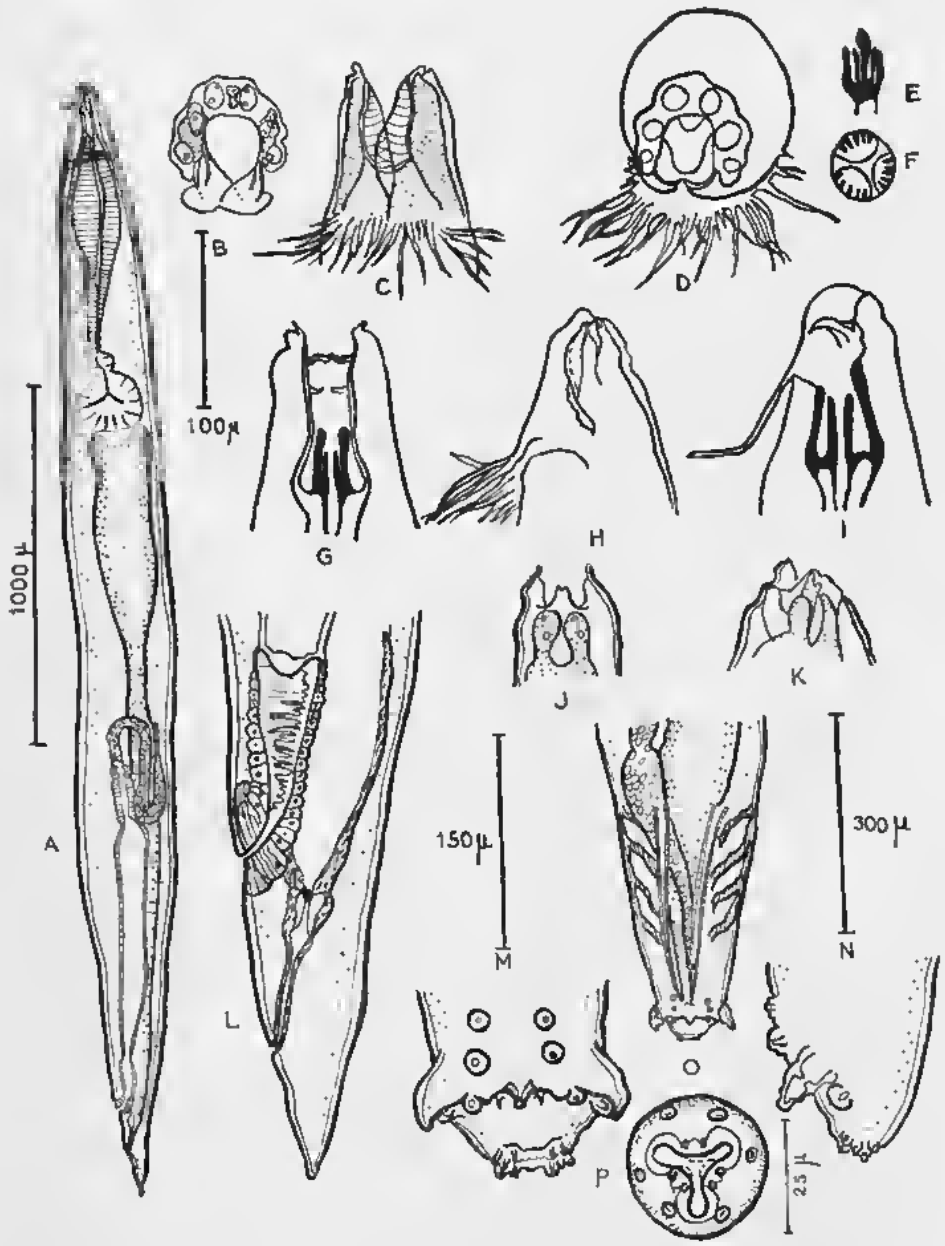


Fig. 7. — *Labiduris brygooi* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Tête, vue apicale superficielle; C, Tête, vue ventrale superficielle; D, Tête, vue apicale profonde; E, Peigne œsophagien, vue dorsale; F, Peigne œsophagien, vue apicale; G, Tête, vue ventrale profonde; H, Tête, vue latérale superficielle; I, Tête, vue latérale profonde; J, Lèvres, vue dorsale; K, Lèvres, vue latéro-ventrale; L, Femelle, partie postérieure, vue latérale; M, Queue du mâle, vue ventrale; N, Queue du mâle, vue latérale; O, Partie postérieure du mâle, vue ventrale; P, Larve, vue apicale.

Source : MNHN, Paris

un corpus très dilaté en avant, puis rétréci postérieurement, un isthme assez petit, sphérique et un bulbe valvulé. Cuticule sans ailes latérales, ni papilles somatiques. Diérides non repérées. Anneau nerveux au niveau de la partie antérieure du corpus œsophagien. Pore excréteur post-bulbaire en rapport avec un conduit excréteur impair très facilement visible, composé d'une branche antérieure montant jusqu'à la partie moyenne de l'œsophage et d'une branche postérieure se terminant un peu en arrière de la moitié du corps. Les dimensions de l'extrémité antérieure sont pratiquement identiques dans les deux sexes et sont les suivantes : cavité buccale haute de 100 µ, pharynx, isthme, corpus et bulbe longs respectivement de 60 µ, 610 µ, 50 µ et 150 µ. Anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 100 µ et 1 050 µ de l'apex.

Mâle : corps long de 3,0 mm, large de 170 µ. Extrémité postérieure brusquement tronquée, sans pointe caudale. La queue est longue de 100 µ. Spicules simples et égaux, longs de 275 µ. 10 paires de papilles : 2 paires précloacales; 3 paires au niveau du cloaque : une paire très hypertrophiée formant une paire d'appendices saillant latéralement, entourée d'une paire dorsale formant une paire d'appendices moins développés que les précédents, et d'une paire ventrale; 5 paires subterminales, plus petites que les précédentes. La lèvre antérieure du cloaque montre une avancée médiane assez forte, soutenue par une pièce chitinoïde à 2 branches. On observe juste en dessous du cloaque 2 fines pointes subventrales, qui ne correspondent pas à des papilles.

Femelle : corps long de 3,1 mm, large de 220 µ. Queue conique, longue de 100 µ. Vulve située à 130 µ en avant de l'anus. Appareil génital monodelphe du type habituel, ne contenant pas de larves sur nos spécimens. L'ovéjecteur, long de 150 µ, possède une curieuse lumière limitée par des parois frangées.

Larves : à côté des adultes, nous trouvons dans le tube digestif de l'hôte des larves dont l'extrémité apicale ne présente pas les ailes ventrales frangées de l'adulte : l'ouverture buccale est triradiée, avec ses angles coiffés d'épaississements chitinoïdes. Il existe 2 amphides latérales, 4 papilles submédianes, et un cycle interne de 6 petites papilles.

Discussion :

L'espèce possède des caractères qui la différencient des 4 espèces déjà connues :

— elle ne possède que 2 paires de papilles préeloacales, alors que leur nombre varie de 3 à 5 chez les autres espèces;

— les formations chitinoïdes du pharynx sont en forme de fourche à 5 branches, et non à 3 branches comme chez les autres espèces;

— la queue du mâle est tronquée au niveau des dernières papilles, alors qu'elle se termine par une pointe chez les autres espèces; chez *Labiduris africana*, cette pointe peut être très courte, mais est cependant plus développée que chez notre espèce. Il s'agit donc d'une espèce nouvelle que nous nommons *Labiduris brygooi* n. sp.

En plus de l'espèce malgache décrite ci-dessus, le genre *Labiduris* comprend actuellement 3 espèces américaines et une espèce africaine. Ce sont :

— *Labiduris africana* Gedoelst 1916, connue chez *Kinixys erosa* (Schweigger) au Congo, chez *Kinixys australis* (Hewett) au Swaziland et chez *Kinixys belliana* (Gray) au Nyasaland.

Nous avons nous-même retrouvé cette espèce chez 2 *Kinixys erosa* (87 Q et 99 Q), provenant de M'Baïki en République Centrafricaine; chez la Tortue 87 Q, l'espèce était très abondante et associée à l'espèce *Raillietnema bainae* n. sp., décrite plus loin. Tous les spécimens que nous avons observés possédaient des ailes latérales.

— *Labiduris gulosa* (Rud. 1819), parasite de *Testudo denticulata* L. en Amérique du Sud.

Source : MNHN, Paris

— *Labiduris zschokkei* Linstow 1899, parasite de *Testudo denticulata* au Brésil.

— *Labiduris irineuta*, Gonçalves da Costa 1961, parasite de *Chelonoïdes denticulata* (= *Testudo denticulata* ?) au Brésil.

Nous voyons que le genre *Labiduris* possède comme le genre *Atractis* plusieurs espèces vicariantes, mais à la différence du genre *Atractis*, il n'est pas représenté chez les Tortues de la région paléarctique.

D. — Genre *IBRAHIMIA* Khalil 1932

Espèce-type : **Ibrahimia ibrahimi** Khalil 1932

Le genre *Ibrahimia* est représenté par une seule espèce, *Ibrahimia ibrahimi* Khalil 1932, trouvée au Libéria dans le rectum d'une Tortue terrestre dont le nom n'est pas précisé.

Cette espèce se rapproche du genre *Raillietnema (Cosmocercidae)* par sa structure œsophagienne, mais possède certains caractères d'Atractide évolué : elle est monodelphe et sa vulve est située postérieurement.

E. — Genre *FITZSIMMONSNEMA* n. g.

Espèce-type : **Fitzsimmonsnema reptiliae** (Fitzsimmons 1958)

Nous créons le genre *Fitzsimmonsnema* pour l'espèce *Probstmayria reptiliae* trouvée par Fitzsimmons (1958) dans le rectum de *Homopus femoralis* Boulenger en Afrique du Sud.

Nous croyons en effet nécessaire de retirer cette espèce du genre *Probstmayria* dont les autres espèces sont parasites de Mammifères. La structure de l'œsophage et celle de l'appareil génital femelle la rapprochent de ce genre, mais les organes copulateurs du mâle ont un aspect différent et proche de celui des *Atractis*.

Fitzsimmonsnema reptiliae (Fitzsimmons 1958), n. comb., est un *Atractidae* didelphe à vulve située dans la région moyenne du corps et constitue ainsi un lien entre le genre *Raillietnema* (*Cosmocercidae*) et les *Atractidae* monodelphes.

F. — Genre *RAILLIETNEMA* Travassos 1927

Espèce-type : **Raillietnema simplex** (Travassos 1925)

Le genre *Raillietnema* comprenait jusqu'à ces derniers temps une dizaine d'espèces parasites d'Amphibiens et de Caméléons. Récemment, 2 espèces ont été découvertes chez des Tortues africaines du genre *Kinixys*, respectivement par Fitzsimmons (1964) et par nous-même. Ce sont :

— *Raillietnema kinixys* Fitzsimmons 1964, parasite de *Kinixys belliana* (Gray) au Nyasaland.

— *Raillietnema bainae* n. sp., dont nous donnons la description ci-dessous :

Source : MNHN, Paris

Raillietnema bainae n. sp. (fig. 8)

De très nombreux spécimens mâles, femelles et larvaires ont été trouvés dans le tube digestif d'une *Kinixys erosa* (87 Q) provenant de M'Baïki (République Centrafricaine), en association avec de nombreux spécimens de *Labiduris africana*.

Description :

Nématodes de petite taille (longs de 3 mm à 4 mm), munis d'étroites ailes latérales.

Bouche munie de 3 lèvres qui ne se soudent l'une à l'autre que très en arrière; 2 amphides latérales et 4 grosses papilles submédianes doubles; cycle interne de 6 petites papilles.

Chaque lèvre est doublée en profondeur par une dent pharyngée chitinoïde; l'œsophage comprend un pharynx long de 70 µ environ, de même diamètre que le corpus; à son point de jonction avec le corpus, se trouvent 3 petites pièces chitinoïdes qui coiffent à ce niveau les 3 angles de la lumière œsophagienne triquètre; le corpus présente des lamelles superposées (il s'agit sans doute des éléments en virgule cités par Desportes et Lepesme (1941)) qui donnent un aspect strié à l'œsophage; ces lamelles deviennent de moins en moins visibles vers la partie postérieure; au corpus fait suite un isthme court et un bulbe valvulé.

Le pore excréteur, sans renforcement chitinoïde, est au niveau du bulbe.

Femelle : principales mensurations d'une femelle longue de 4 mm : largeur maximum : 300 µ; longueur de l'œsophage : 700 µ (pharynx : 100 µ, corpus : 500 µ, isthme + bulbe : 100 µ); anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 350 µ et 675 µ de l'extrémité antérieure; vulve à 2,32 mm de l'extrémité antérieure, queue longue de 475 µ; les ailes latérales débutent à 250 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 650 µ de la pointe caudale.

La vulve, non saillante, est légèrement postérieure au milieu du corps; l'ovéjecteur se dirige d'abord vers l'avant, puis il se retourne et descend vers l'arrière; il comprend un vagin à paroi épaisse de 120 µ, une portion à paroi mince faite de grosses cellules imbriquées de 110 µ, et une trompe impaire de 530 µ environ, qui se divise en 2 utérus opposés aboutissant à 2 ovaires piriformes, rappelant les ovaires des *Atractis*. Chez la plupart des femelles mûres que nous avons examinées, nous trouvons 2, 3 ou 4 gros œufs (1 ou 2 dans chaque utérus), de 300 µ de grand diamètre, à paroi très mince; ces œufs contiennent des embryons en développement, et chez certaines femelles on observe une larve libérée de la membrane ovulaire, longue de 770 µ à 800 µ.

Mâle : le corps des mâles est légèrement arqué, la queue est longue et pointue. Il existe 5 paires de papilles post-cloacales : un groupe de 3 paires postérieures (2 paires latérales encadrant une paire subventrale), et un groupe de 2 paires subventrales très proches l'une de l'autre légèrement en dessous du cloaque.

Les papilles pré-cloacales comprennent :

1° un groupe ventral situé juste au-dessus du cloaque, constitué par 2 paires situées sur un même niveau transversal, 1 paire immédiatement en avant, et une papille impaire entourée par un petit écusson cuticulaire semi-lunaire, située sur la ligne médiane entre les papilles des 2 paires inférieures.

2° 2 rangées longitudinales subventrales; nous en avons compté 10 paires, les paires les plus antérieures étant plus espacées et moins visibles.

Les spicules sont longs et minces, subégaux (190 µ et 200 µ); quand ils saillent hors du cloaque, on voit leur extrémité distale munie d'ailes membraneuses; il existe un gubernaculum long de 50 µ, dont l'extrémité distale seule est bien chitinisée, le reste du corps est membraneux.

Principales mensurations d'un mâle long de 3,37 mm : largeur maximum : 200 µ; longueur de l'œsophage : 675 µ (pharynx : 75 µ, corpus : 500 µ, isthme + bulbe : 100 µ); anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 300 µ et 600 µ de l'extrémité antérieure; cloaque à 270 µ de la pointe caudale; spicules longs de 200 µ et 190 µ; gubernaculum long de 50 µ; ailes latérales larges de 10 µ débutant à 180 µ de l'extrémité antérieure et se terminant à 500 µ de la pointe caudale.

Larves : à côté des adultes, on observe dans le contenu intestinal de l'hôte des larves dont les plus petites mesurent 1,2 mm; leur œsophage possède un pharynx différencié comme celui de l'adulte, mais leur corpus est légèrement rhabditoïde; les plus grandes que nous ayons mesurées atteignent 2 mm et montrent une ébauche génitale bien nette.

Source : MNHN, Paris

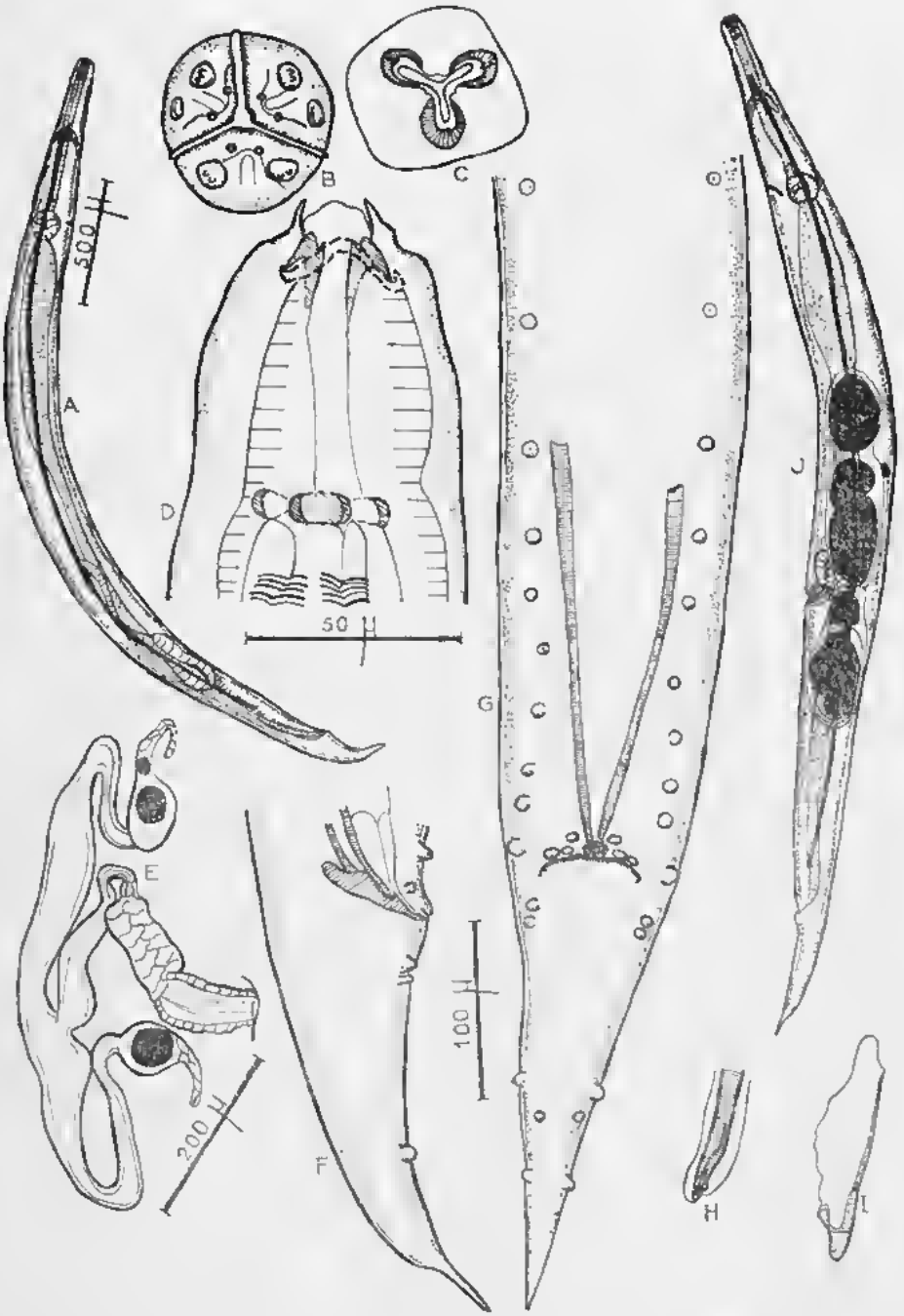


Fig. 8. — *Raillietnema bainae* n. sp. A, Mâle, vue latérale; B, Mâle, vue apicale; C, Mâle, coupe transversale au niveau de la jonction pharynx-corpus, montrant les 3 pièces chitinoïdes; D, Mâle, extrémité antérieure, vue médiane; E, Appareil génital d'une jeune femelle; F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Extrémité distale d'un spicule; I, Gubernaculum; J, Femelle, vue latérale.
A, J : échelle : 500 µ; B, C, D, H, I : échelle : 50 µ; E : échelle : 200 µ; F, G : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

L'espèce, comme la précédente, *Raillietnema kinixys*, présente tous les caractères donnés par Chabaud et Brygoo (1962) pour les espèces du genre *Raillietnema* parasites de Caméléon; elle se distingue cependant de ces espèces par quelques traits particuliers : présence de pièces chitinoïdes à la base du pharynx et ovéjecteur constitué de 3 parties bien distinctes.

Elle est très voisine de *Raillietnema kinixys*, mais s'en distingue par la longueur des spicules (200 µ pour 340 µ chez *R. kinixys*), la longueur de la queue chez le mâle (270 µ pour 120 µ chez *R. kinixys*), ainsi que par le nombre et la disposition des papilles cloacales. Il s'agit donc d'une espèce nouvelle que nous nommons *Raillietnema bainae*.

Nous avons vu plus haut que *Raillietnema bainae* et *Raillietnema kinixys* faisaient le lien entre *Cosmocercidae* et *Atractidae*, et possédaient vraisemblablement un cycle de type *Atractis* sans passage dans le milieu extérieur.

Source : MNHN, Paris

Chapitre III

LES ESPÈCES CHEZ LES OXYURIDES

Les espèces d'*Oxyuridae* parasites de *Testudinidae* actuellement connues appartiennent à 7 genres différents. Parmi ceux-ci, le genre *Thelastomoïdes* Walton 1927, mal connu et difficile à classer, s'éloigne des autres genres par des caractères primitifs. Les six autres genres font tous partie de la sous-famille des *Pharyngodoninae* et, à une exception près, sont groupés à l'intérieur de cette sous-famille dans une lignée particulière. Les cas de vicariance, à l'échelon spécifique ou sub-spécifique, sont fréquents et la plupart des genres ont une vaste répartition géographique; seul, *Ortleppnema* n. g. est représenté uniquement par des espèces malgaches.

Avant de passer en revue les différentes espèces, nous donnons quelques caractères morphologiques communs à toutes ces espèces et nous exposons les difficultés particulières que pose leur étude.

— Caractères morphologiques communs à toutes les espèces.

En dehors des structures céphaliques qui présentent une grande variété, la morphologie du groupe est très uniforme et pour abréger les descriptions, nous indiquons brièvement ici les caractères communs à toutes les espèces :

1. *Tube digestif :*

L'œsophage comprend un corpus dépourvu en avant du pharynx différencié des Cosmocercides, un isthme distinct du corpus par sa structure et non par son diamètre, et un bulbe muni d'un appareil denticulaire fait de 3 plaques chitinoïdes; il communique avec l'intestin par 3 valves. Si l'on excepte le cas du genre *Thaparia*, le corpus est long et mince et l'isthme très court.

L'intestin simple, aboutit à un court rectum; au point de jonction entre intestin et rectum, se trouvent 3 glandes rectales.

2. *Appareil excréteur :*

Le pore excréteur, très apparent, est en rapport avec une vésicule excrétrice où aboutissent 4 gros canaux excréteurs disposés en X, 2 dirigés vers l'avant et 2 vers l'arrière.

3. *Appareil génital femelle* (fig. 9) :

Selon la terminologie de Seurat (1920), l'*ovéjecteur* comprend :

— un *vagin* différencié en un *vestibule* proximal généralement très court et un *sphincter* tubulaire distal qui débouche dans le vestibule au sommet d'une éminence;

— une *trompe* à paroi mince souvent dilatée à son origine en une ampoule sphérique.

Source : MNHN, Paris

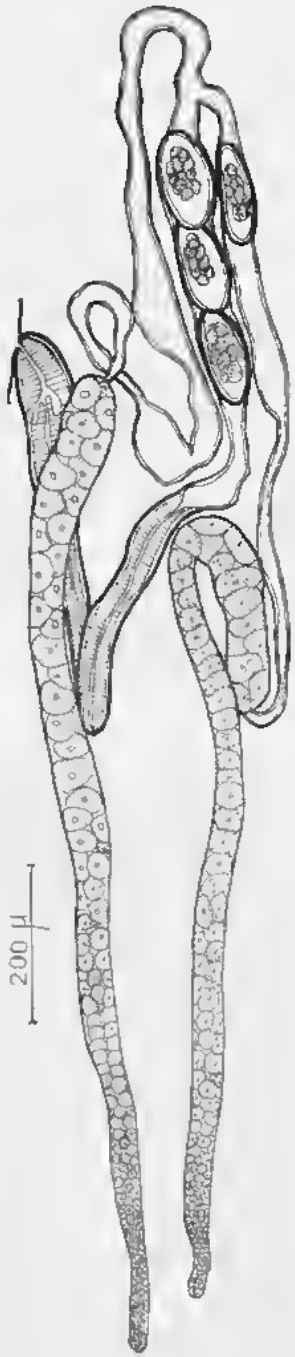


FIG. 9. — Appareil génital femelle d'un *Pharyngodoninae (Tachygonetria macrolaimus palearcticus)*.

Source : MNHN, Paris

La trompe se divise en 2 utérus à parois minces qui communiquent par 2 fins oviductes avec 2 ovaires massifs et opaques.

Dans le cas général, la vulve est située dans la région moyenne du corps (entre le milieu et les 3/4); le vestibule et le début du sphincter sont dirigés vers l'avant, puis le sphincter se recourbe en crosse et descend vers l'arrière; la trompe est dirigée vers l'arrière et se divise à son point le plus postérieur en deux branches utérines récurrentes; les oviductes et les ovaires prolongent les utérus en avant et décrivent des boucles plus ou moins serrées dans la partie antérieure du corps. Chez certaines espèces, cette disposition est modifiée et nous le signalerons au cours des descriptions.

4. *Appareil génital mâle* (voir fig. 59 B) :

Le nombre des papilles cloacales a été considéré par certains auteurs comme un caractère spécifique, certaines espèces possédant une papille ad-cloacale alors que d'autres ne la possèdent pas. En fait, la région cloacale chez ces espèces est très complexe et très difficile à étudier, étant composée de plusieurs structures superposées et peu visibles. Il nous a semblé que le nombre des pièces qui constituent la région était remarquablement constant chez toutes les espèces que nous avons pu examiner; il existe toujours en allant de la face ventrale à la face dorsale et d'avant en arrière :

— une grosse paire de papilles ventrale et antérieure, où l'on peut souvent mettre en évidence 2 terminaisons nerveuses;

— une membrane ventrale superficielle, dont le contour est découpé en lobes plus ou moins nombreux et plus ou moins fins suivant les espèces; cette membrane était connue dans le genre *Thelandros*, où elle est particulièrement développée et nettement visible, mais nous avons constaté qu'elle existait également chez toutes les espèces du genre *Tachygonetria* que nous avons observées, bien qu'elle soit beaucoup plus difficile à distinguer.

— une paire de lobes allongés, plus ou moins développés, qui constituent vraisemblablement une 2e paire de papilles;

— la lèvre supérieure du cloaque, elle-même formée de 2 lobes accolés;

— la lèvre inférieure du cloaque, qui se prolonge en un mamelon impair plus ou moins développé où s'engage la pointe du gubernaculum. On observe souvent, à l'extrémité du cône génital ainsi formé, une paire de papilles supplémentaires ;

— tout à fait dorsalement, une grosse paire de papilles, où l'on peut souvent mettre en évidence 2 terminaisons nerveuses.

En plus des 3 paires de papilles cloacales, il existe chez tous les genres à l'exception de *Thelastomoïdes*, une seule paire de papilles caudales et une paire de phasmides.

Le gubernaculum est une pièce chitinoïde en forme de V située dorsalement dont la pointe soutient la lèvre inférieure du cloaque.

Le spicule généralement simple et aciculaire, présente parfois quelques ornementations distales.

Source : MNHN, Paris

— **Difficultés particulières à l'étude de ces espèces.**

Deux problèmes se posent pour l'étude systématique des espèces :

1. *La difficulté de distinguer les espèces les unes des autres.*

Chaque hôte possède en effet une dizaine d'espèces mêlées, très voisines les unes des autres.

Les femelles en particulier, même de genres différents, sont toutes très semblables d'aspect; les caractères qui permettent de les différencier à première vue sont la taille générale, la longueur relative de l'œsophage, l'allure plus ou moins effilée de l'extrémité antérieure, la longueur de la queue; mais ces caractères, en particulier la taille générale et la longueur de la queue, présentent un grand intervalle de variations individuelles, et de plus, varient dans une même espèce suivant l'origine géographique de l'hôte. Généralement, l'étude des structures apicales permet de distinguer les espèces avec certitude, car ces structures sont au contraire très variées d'une espèce à l'autre. Cependant, dans certains cas, les structures apicales étant identiques et les caractères différentiels peu tranchés, il est très difficile de déterminer si nous avons affaire à une seule espèce polymorphe ou à plusieurs espèces très voisines; nous examinerons ce problème en détail à propos de l'espèce *Tachygonetria longicollis*.

Chez les mâles, les structures apicales sont plus primitives que celles des femelles et moins polymorphes; les caractères permettant de distinguer les espèces sont comme pour les femelles la taille générale, la longueur de l'œsophage, la largeur de la tête; il s'y ajoute les caractères de l'extrémité caudale : forme et longueur de la queue, forme et longueur du spicule; en ce qui concerne ce dernier caractère, il semble d'ailleurs que dans une espèce, certains individus aberrants puissent présenter un spicule d'une longueur anormale, atteignant presque le double de la longueur habituelle.

L'existence d'une fine pointe hyaline à l'extrémité caudale dans le genre *Tachygonetria* a été pris comme caractère spécifique par Seurat; en réalité, dans beaucoup d'espèces, elle peut être présente chez certains individus, alors qu'elle n'existe pas dans le cas général; quand elle existe, son développement varie beaucoup individuellement, non seulement dans des hôtes de régions géographiques différentes, mais même à l'intérieur d'un même hôte; nous n'avons donc pas accordé de valeur spécifique à ce caractère.

2. *La difficulté d'apparier les mâles et les femelles.*

Nous avons vu que le principal caractère qui permet de différencier les femelles est la structure apicale; or, nous trouvons très fréquemment un dimorphisme sexuel de la région antérieure, les mâles ayant une structure apicale plus primitive; ceci entraîne une certaine difficulté à rapporter les mâles aux femelles correspondantes et explique les erreurs qui ont pu être faites par certains auteurs. Le problème peut généralement être résolu par l'analogie de forme et de proportions entre les mâles et les femelles d'une même espèce, mais nous avons dû quelquefois nous aider de recoupements divers (fréquences, localisations) établis au cours d'autopsies successives.

Nous allons maintenant passer en revue les différentes espèces; nous les avons groupées par genres, en classant les genres du plus primitif au plus évolué.

Source : MNHN, Paris

A. — Genre *THELASTOMOIDES* Walton 1927

Espèce-type : **Thelastomoides venustus** (Leidy 1856)

Le genre *Thelastomoïdes* a été créé par Walton en 1927 pour des espèces décrites par Leidy (1856) sous le nom de *Thelastoma venustum*, provenant d'une *Gopherus polyphemus* de Géorgie; Walton a constaté en réexaminant le matériel de Leidy qu'il contenait en réalité 3 espèces différentes, et créé pour ces espèces un genre nouveau, en raison de la structure particulière du bulbe œsophagien et de la nature de l'hôte très différente de celle des autres espèces du genre *Thelastoma*. Il donne la description des 3 espèces : *Thelastomoïdes venustus* (fig. 10, A, B, C, D), *Th. longicollis* (fig. 10, E, F) et *Th. brevicollis* (fig. 10, G).

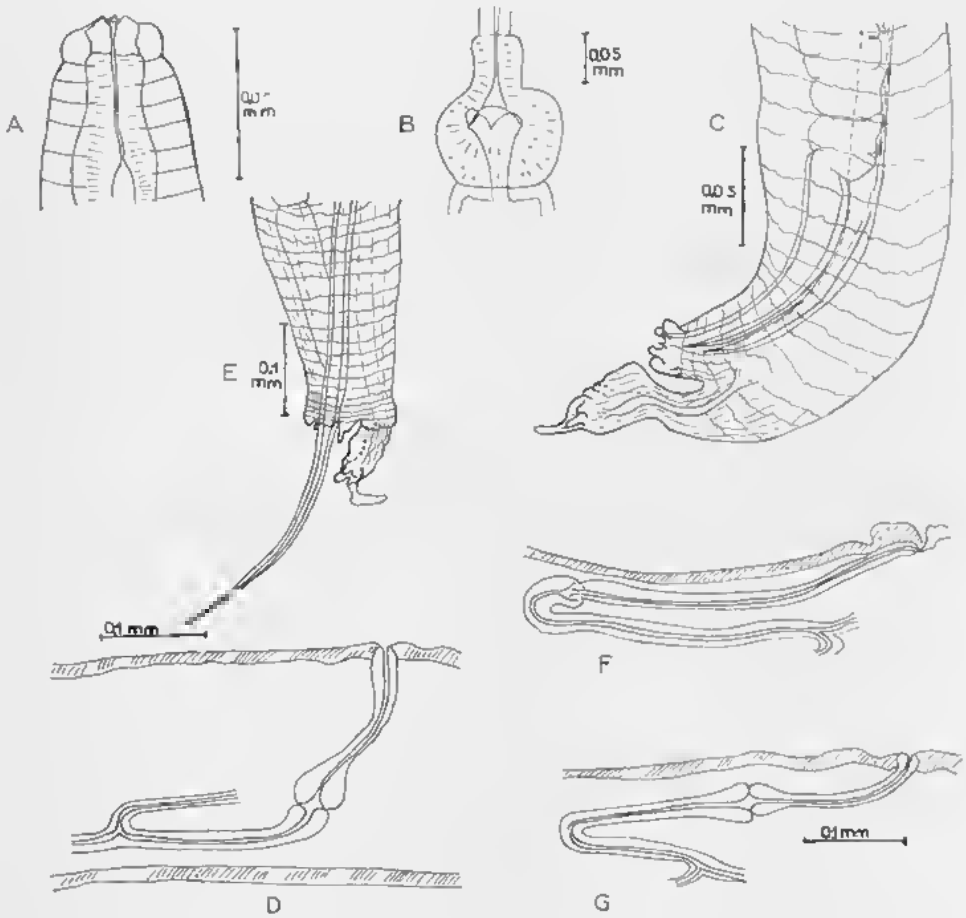


Fig. 10. — A, B, C, D : *Thelastomoides venustus* (Leidy). A, Extrémité antérieure; B, Bulbe œsophagien; C, Extrémité caudale, vue latérale; D, Ovéjecteur. D'après Walton, 1927. E, F : *Thelastomoïdes longicollis* Walton. E, Extrémité caudale, vue latérale; F, Ovéjecteur. D'après Walton, 1927. G : *Thelastomoides brevicollis* Walton. Ovéjecteur. D'après Walton, 1927.

Source : MNHN, Paris

Plus tard, dans sa clef des espèces d'Oxyures parasites de Reptiles les plus communes, WALTON (1942) ne fait aucune mention de ce genre et il n'a jamais été retrouvé depuis (1). D'après la description de WALTON, ce genre semble très primitif par rapport aux autres genres parasites de Tortues et doit se placer près de la base de la lignée évolutive : en effet, chez les 2 espèces où les mâles sont connus, ils possèdent 5 et 6 paires de papilles post-cloacales, alors que chez tous les autres genres, il n'en subsiste plus qu'une paire et une paire de phasmides.

B. — GENRE *THELANDROS* WEDL 1862.

Espèce-type : **Thelandros alatus** Wedl 1862

Le genre *Thelandros* est un vaste genre qui jusqu'à présent, à côté d'une espèce parasite de Tortue en Afrique du Sud et quelques espèces parasites d'*Uromastix* et d'Iguanidés herbivores, comprenait surtout des parasites d'Amphibiens et de Reptiles carnivores. Nous avons trouvé une espèce nouvelle comprenant 2 sous-espèces chez les Tortues malgaches et 2 espèces nouvelles (dont l'une comprend 3 sous-espèces) chez les Tortues sud-africaines, où *Thelandros* est le genre le plus abondamment représenté. Nous décrivons de plus dans ce chapitre une espèce sud-africaine nouvelle que nous ne pouvons attribuer avec certitude au genre *Thelandros*, car nous ne connaissons pas les mâles, mais qui présente de fortes affinités avec certains *Thelandros* sud-africains.

Le genre est caractérisé principalement par l'aspect de la queue du mâle qui est réduite à un appendice dorsal portant sur la face ventrale une paire de papilles.

Nous créons pour les espèces qui sont munies d'ailes caudales le sous-genre *Archithelandros*.

1. Thelandros (Archithelandros n. sg.) pyxis n. sp.

Nous avons trouvé l'espèce chez plusieurs *Pyxis arachnoïdes* et *Testudo radiata* malgaches. Il en existe 2 sous-espèces vicariantes, qui semblent réparties indifféremment chez l'une ou l'autre des Tortues.

Description :

Nous donnons d'abord les caractères communs aux 2 sous-espèces :

Espèce de petite taille, à œsophage long et mince, caractérisée dans les 2 sexes par une queue longue et fine, qui chez le mâle est réduite à un appendice dorsal. L'espèce présente un dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale.

Femelle : Tête plate — Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes bilobées — 2 amphides et 4 papilles submédianes ; les 2 amphides et les 4 papilles submédianes sont situées chacune sur un mamelon, la bouche est ainsi entourée par 6 mamelons égaux.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 petites dents.

Vulve légèrement postérieure au milieu du corps; sa lèvre supérieure fait une légère saillie qui surplombe la lèvre inférieure; ovéjecteur généralement dirigé directement

(1) Nous avons essayé sans succès de nous procurer les spécimens originaux auprès de différents Musées américains.

Source : MNHN, Paris

vers l'arrière, mais remontant quelquefois vers l'avant au début de son parcours; il comprend un vestibule court, un sphincter s'ouvrant dans le vestibule au sommet d'une éminence et une trompe dilatée en une chambre à œufs à son origine; les 2 utérus sont dirigés parallèlement vers l'extrémité antérieure.

Mâle : Tête plate — Bouche triangulaire munie de 3 lèvres transparentes — 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes situées au sommet de 4 anses formées par des épaississements cuticulaires sur l'extrémité apicale.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 petites dents pointues.

La queue est réduite à un appendice dorsal; elle est munie d'ailes caudales larges au niveau du cloaque, et se rétrécissant progressivement pour disparaître à une certaine distance de l'extrémité postérieure; elle porte une paire de papilles ventrales contiguës et une paire de phasmides pédonculées légèrement en avant de ces papilles.

Au niveau du cloaque, la cuticule est détachée du corps latéralement et ventralement, formant une vésicule globuleuse; 3 paires de papilles cloacales : la 1re et la 3e sont volumineuses, la 2e est réduite à 2 minces filaments situés de part et d'autre de la lèvre supérieure du cloaque, et portant un petit rameau latéral où aboutit la terminaison nerveuse de la papille; lèvre supérieure du cloaque bilobée; lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique; ventralement par-dessus la lèvre supérieure, se trouve une membrane très nettement visible à bord postérieur libre profondément découpé en 8 lobes dont certains sont bifides.

Spicule simple, aciculaire; gubernaculum en V très ouvert.

a) *Thelandros (A.) pyxis pyxis*, n. s. sp. (fig. 11)

Cette sous-espèce a été trouvée chez 3 *Pyxis arachnoïdes* (82 Q, 1 000 F, 103 Q). Les co-types ont été prélevés chez la Tortue 82 Q.

Femelle : Principales mensurations d'une femelle longue de 2,8 mm : largeur maximum : 200 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve respectivement à 200 µ, 1,05 mm et 1,55 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 850 µ; longueur de la queue : 300 µ.

La queue est située dorsalement, le corps faisant ventralement un brusque retrait immédiatement au-delà de l'anus.

Mâle : Principales mensurations d'un mâle long de 1,95 mm : largeur maximum : 150 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 150 µ et 800 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 650 µ; longueur de la queue : 70 µ; longueur du spicule : 65 µ. Les ailes caudales s'insèrent à 30 µ de l'extrémité et s'élargissent rapidement atteignant une largeur de 12 µ au niveau du cloaque; les papilles caudales sont situées à 45 µ de l'extrémité, elles peuvent être fusionnées en une grosse papille double (cas des ♂ parasitant la *Pyxis* 82 Q) ou rester séparées (cas des ♂ trouvés chez la *Pyxis* 103 Q). Sur certains spécimens, nous avons observé au voisinage de l'extrémité caudale 2 minuscules papilles que nous interprétons comme des papilles vestigiales.

b) *Thelandros (A.) pyxis dolichurus*, n. s. sp. (fig. 12)

Cette sous-espèce a été trouvée chez 2 *Testudo radiata* (95 Q, 101 Q) et une *Pyxis arachnoïdes* (102 Q). Les co-types ont été prélevés chez la tortue 101 Q.

Femelle : Principales mensurations d'une femelle longue de 4,26 mm : largeur maximum : 250 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve respectivement à 250 µ, 1,24 mm et 2,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1 000 µ; longueur de la queue : 900 µ.

Nous voyons que les femelles sont plus grandes que celles de la sous-espèce précédente, et possèdent un œsophage relativement plus court et une queue relativement beaucoup plus longue; la longueur de la queue est d'ailleurs assez variable individuellement; chez certains spécimens, elle ne mesure que 550 µ, chez d'autres 700 µ; on n'observe pas dans cette sous-espèce le retrait ventral du corps au-dessous de l'anus.

Mâle : Principales mensurations d'un mâle long de 2,74 mm : largeur maximum : 200 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 200 µ et 1 000 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 700 µ; longueur de la queue : 140 µ; longueur du spicule : 70 µ.

Source : MNHN, Paris

Les mâles sont plus grands que ceux de la sous-espèce précédente et s'en distinguent nettement par l'aspect de l'extrémité postérieure : en effet, au-delà des papilles caudales qui sont ici nettement séparées l'une de l'autre, la pointe caudale est beaucoup plus longue que précédemment, les papilles se trouvant situées à 110 μ de l'extrémité; de plus, les ailes caudales qui s'insèrent à 95 μ de l'extrémité, restent étroites sur presque tout leur parcours et ne s'élargissent qu'au voisinage du cloaque où elles atteignent 8 μ.

Discussion :

L'espèce possède tous les caractères du genre *Thelandros* : vulve légèrement post-équatoriale, queue réduite à un appendice dorsal portant une paire de papilles sur sa face ventrale, présence d'une membrane profondément déchiquetée par-dessus la lèvre supérieure du cloaque.

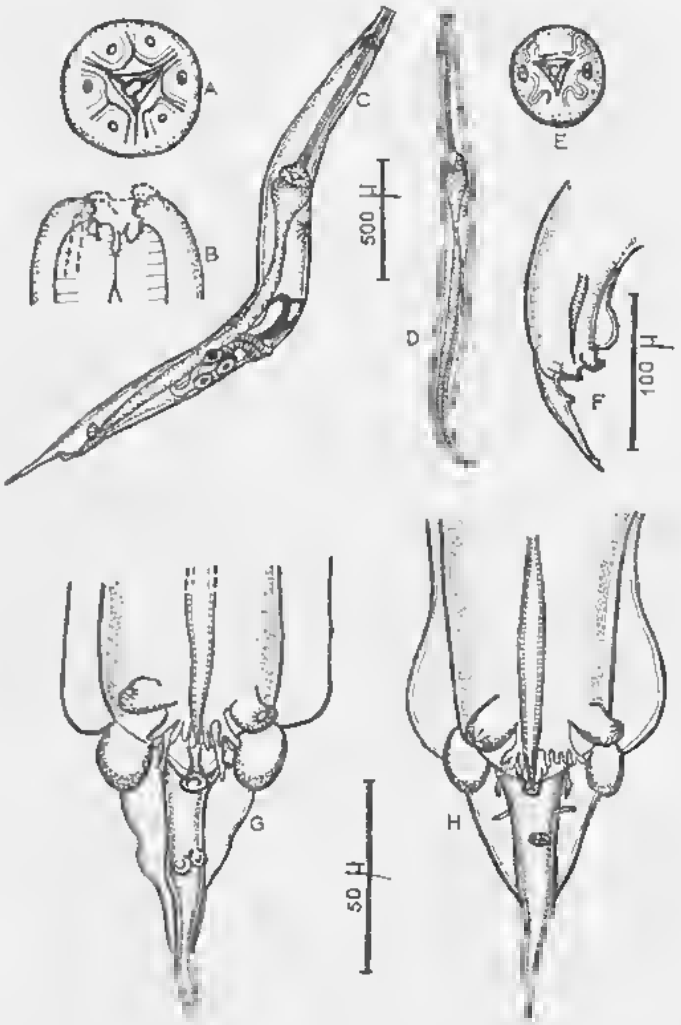


FIG. 11. — *Thelandros (Archithelandros) pyxis pyxis* n. s. sp. A, Femelle, vue apicale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale; C, Femelle, vue latérale; D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale, spécimen pris chez la *Pyxis arachnoïdes* 103 Q; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale, spécimen pris chez la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q. A, B, E, G, H : échelle : 50 μ; C, D : échelle : 500 μ; F : échelle : 100 μ.

Source : MNHN, Paris

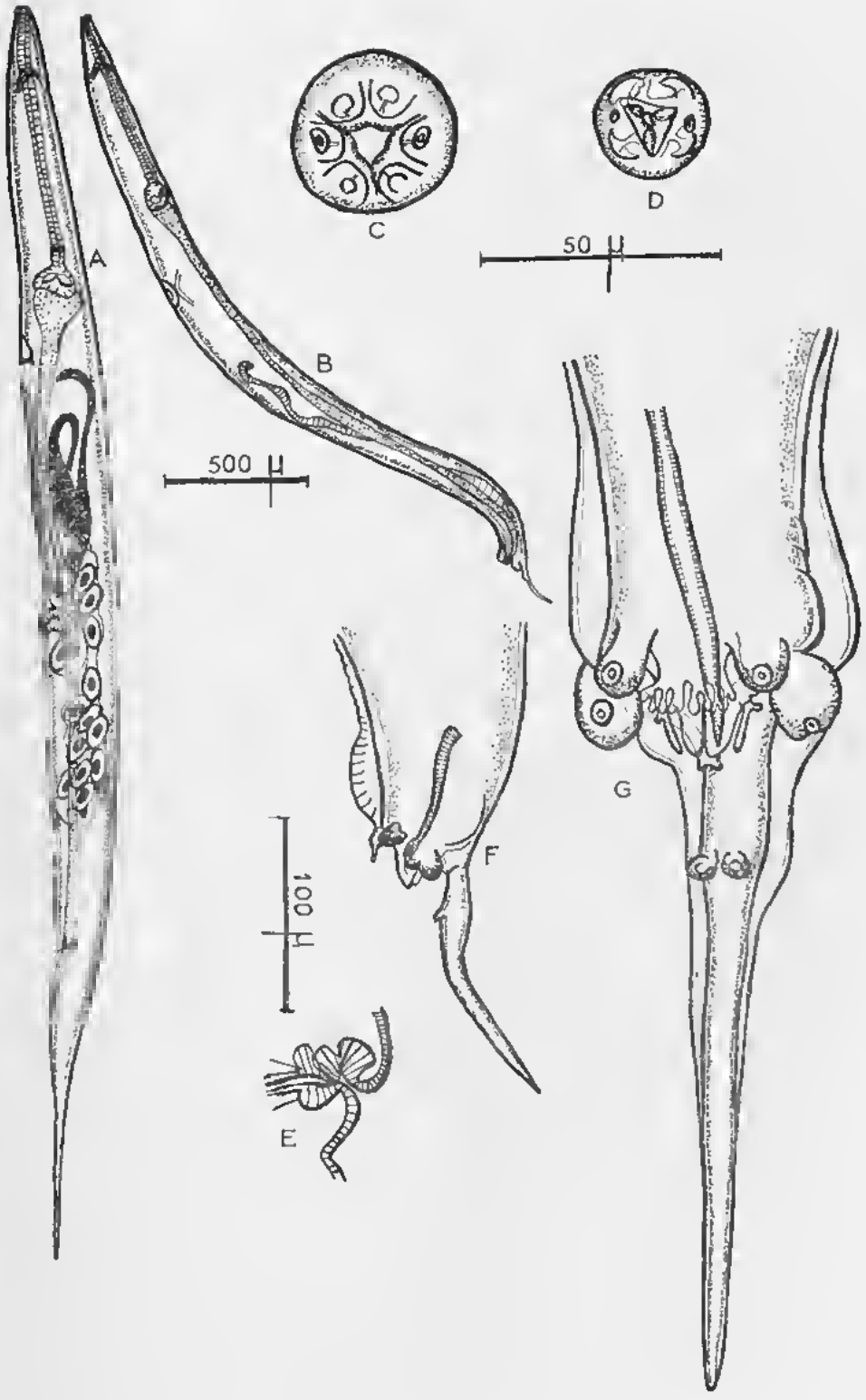


Fig. 12. — *Thelandros (Archithelandros) pyxis dolichurus* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Mâle, vue latérale; C, Femelle, vue apicale; D, Mâle, vue apicale; E, Femelle, vulve; F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale.

A, B : échelle : 500 µ; C, D, G : échelle : 50 µ; E, F : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

Elle se différencie de la plupart des espèces du genre par la présence d'ailes caudales; il existait jusqu'à présent à notre connaissance seulement 3 espèces du genre *Thelandros* possédant des ailes caudales : *Th. baylisi* Chatterji 1935, *Th. himalayana* Karve 1949, *Th. laylori* Chatterji 1935; ces espèces diffèrent de la nôtre par de nombreux caractères, en particulier la forme des papilles cloacales; notre espèce est donc nouvelle; nous la nommons : *Thelandros pyxis.*

La présence d'ailes caudales étant considérée comme un caractère primitif, nous créons pour les espèces qui en possèdent le sous-genre *Archithelandros*, ayant pour espèce-type *Thelandros (Archithelandros) pyxis*, n. sp., et comprenant, en plus de celle-ci, 4 espèces :

Th. (A.) baylisi Chatterji 1935.
Th. (A.) himalayana Karve 1949.
Th. (A.) laylori Chatterji 1935.
Th. (A.) ortleppi, n. sp., que nous décrivons ci-dessous.

Le sous-genre *Archithelandros* s'oppose au sous-genre *Thelandros*, dépourvu d'ailes caudales et ayant pour espèce-type : *Thelandros alatus* Wedl 1862.

2. Thelandros (A) ortleppi n. sp. (fig. 13)

L'espèce a été trouvée dans un lot d'Oxyures récoltés chez une *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley (Afrique du Sud) (Z. 203, collection Ortlepp) (1).

Outre les espèces décrites par Ortlepp en 1933, nous avons trouvé dans ce lot 8 types différents de femelles et 7 types de mâles; nous avons apparié mâles et femelles de la manière qui nous a paru la plus vraisemblable, mais peut-être certaines attributions sont-elles erronées; dans les 4 descriptions qui suivent, nous attribuons donc le nom d'espèce au mâle, la femelle correspondante pouvant appartenir à une autre espèce.

Description :

Femelle : Espèce de grande taille, à corps robuste, à œsophage long et mince et à queue très courte.

Bouche triangulaire, avec le côté dorsal plus petit que les côtés latéro-ventraux; elle est munie de 3 lèvres transparentes; 2 amphides latérales, cycle interne de 6 papilles; nous n'avons pas vu les papilles submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 grosses dents dressées.

Vulve aux lèvres saillantes, légèrement postérieure au milieu du corps; appareil génital du type habituel.

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,8 mm : largeur maximum : 650 μ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve respectivement à 150 μ, 1,7 mm et 3,1 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,7 mm; longueur de la queue : 170 μ.

Mâle : Espèce de grande taille, à œsophage long et mince, munie d'étroites ailes latérales.

Bouche hexagonale, munie de 6 lèvres transparentes; 2 amphides et 4 papilles submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents dressées.

---

(1) L'étiquette accompagnant le tube porte la mention : « Z. 203 *Testudo virreansti*. v. Niekerk'shop, Kimberley. Dr. J. Power (collector) 22-1-33 ». Nous pensons qu'il s'agit de la « *Testudo verreauxi* » dont certains parasites ont été décrits par Ortlepp dans sa note : « On some south african Reptilian Oxyurids » en 1933.

Source : MNHN, Paris

La queue est réduite à un appendice dorsal, portant au tiers antérieur de sa longueur une paire de papilles ventrales accolées l'une à l'autre; légèrement au-dessus, se trouve une paire de phasmides pédonculées; d'étroites ailes latérales larges de 5 μ s'insèrent au niveau des papilles caudales et remontent jusqu'à la région cloacale.

Au niveau du cloaque, la cuticule est détachée du corps latéralement et ventralement, formant une vésicule globuleuse; 3 paires de papilles au niveau du cloaque, la 2e plus réduite; lèvre supérieure du cloaque bilobée, lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique; nous n'avons pas vu de membrane déchiquetée par-dessus la lèvre supérieure du cloaque.

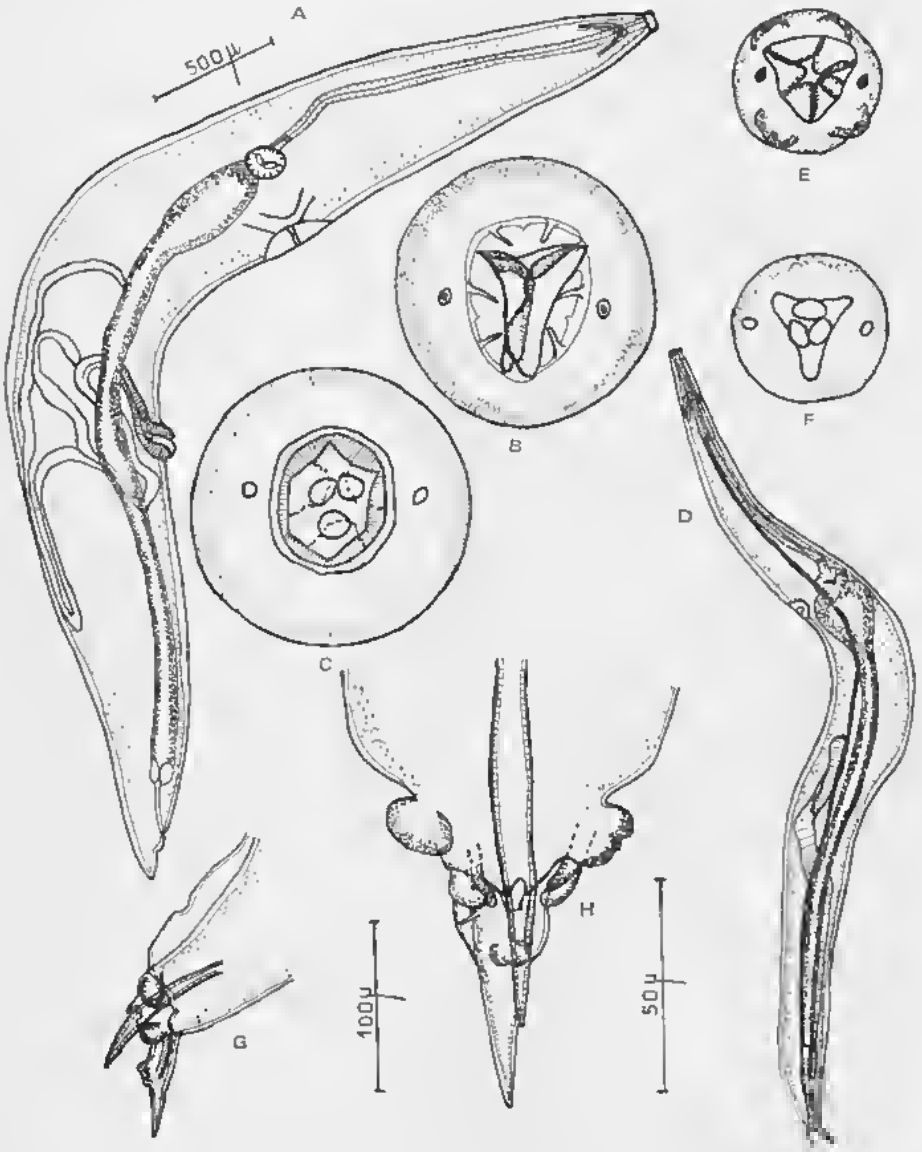


FIG. 13. — *Thelandros (Archilhelandros) orlleppi* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue apicale superficielle; C, Femelle, extrémité antérieure, vue apicale profonde (les traits en tirets représentent une vue plus profonde); D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale superficielle; F, Mâle, vue apicale profonde; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale.

A, D : échelle : 500 μ; B, C, E, F, H : échelle : 50 μ; G : échelle : 100 μ.

Source : MNHN, Paris

Spicule simple, acticulaire; gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 1 mm : largeur maximum : 300 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 1,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,15 mm; longueur de la queue : 55 µ; longueur du spicule : 90 µ; les papilles caudales sont situées à 30 µ de l'extrémité; les ailes latérales débutent à 350 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 400 µ de la pointe caudale.

Discussion :

Par sa queue réduite à un appendice dorsal et munie d'ailes caudales, le mâle appartient au genre *Thelandros*, sous-genre *Archithelandros*; il se distingue des autres espèces du genre par l'absence de membrane déchiquetée par-dessus la lèvre supérieure du cloaque. Il s'agit donc d'une nouvelle espèce, que nous nommons : *Thelandros (A.) ortleppi.*

3. Thelandros (Thelandros) versterae n. sp.

Dans le même lot que l'espèce précédente (Oxyures récoltés chez une *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley, collection Ortlepp Z. 203), nous avons trouvé 3 formes très voisines, différant principalement par la longueur de l'œsophage et la largeur de la tête; nous avons créé pour ces formes l'espèce *Thelandros (Thelandros) versterae*, n. sp., avec 3 sous-espèces :

— *Th. (Th.) versterae versterae.*
— *Th. (Th.) versterae weilleae.*
— *Th. (Th.) versterae tcheprakovae.*

Description :

Nous donnons d'abord les caractères communs aux 3 sous-espèces :

Femelle : les femelles sont de grande taille, à corps robuste; la cuticule est légèrement détachée de l'épiderme dans la région antérieure, formant une série d'anneaux légèrement vésiculeux, ce phénomène est surtout visible sur les sous-espèces *versterae* et *weilleae*.

La bouche, circulaire, est bordée par 6 massifs contigus; en vue apicale, chaque massif est de forme trapézoïdale et creusé en son centre par une cavité où se loge une papille : nous avons ainsi 2 amphides et 4 papilles submédianes; en apparence, il semble qu'il existe un beaucoup plus grand nombre de papilles autour de la bouche, plusieurs reliefs juxtaposés sont en effet visibles sur chaque massif : 3 reliefs chez la sous-espèce *versterae*, 4 reliefs chez les 2 autres sous-espèces; en fait, nous pensons que ces reliefs ne correspondent pas à des papilles, et qu'il n'existe dans tous les cas qu'une seule papille par massif.

En profondeur, on observe 3 lamelles transparentes qui obturent en partie la cavité buccale. A l'entrée de l'œsophage, se trouvent 3 pièces à bord denticulé.

La vulve est en position à peu près médiane, soit légèrement en avant, soit légèrement en arrière du milieu du corps; l'appareil génital présente la structure habituelle, l'ovéjecteur est dirigé vers l'arrière dès le début de son parcours.

Mâle : Les mâles sont de très petite taille; l'extrémité antérieure porte comme chez les femelles une série d'anneaux légèrement vésiculeux chez les sous-espèces *versterae* et *weilleae*.

L'extrémité apicale a été difficile à étudier car nous ne possédions que très peu d'exemplaires et certaines structures étaient peu visibles. Chez les 3 sous-espèces, la bouche est munie de 3 lèvres transparentes et possède 2 amphides latérales bien visibles; chez la sous-espèce *weilleae*, nous avons observé au même niveau que les amphides 8 gros massifs contigus disposés en cercle, portant chacun une papille; nous n'avons pu mettre en évidence ces massifs chez les 2 autres sous-espèces, il nous a semblé par contre qu'il existait chez elles des cordons cuticulaires formant des dessins sinueux, mais une étude plus approfondie serait nécessaire.

L'extrémité antérieure de l'œsophage porte 3 dents pointues.

La queue est réduite à un appendice dorsal, dépourvu d'ailes caudales et muni d'une paire de grosses papilles ventrales bien séparées l'une de l'autre; chez les spécimens que nous avons examinés, l'extrémité postérieure du corps en avant du cloaque forme un repli à l'intérieur duquel la région du cloaque et la portion antérieure de la queue se trouvent invaginées.

Source : MNHN, Paris

3 paires de papilles au niveau du cloaque : la 1re et la 3e sont volumineuses, la 2e, encore bien développée chez la sous-espèce *versterae*, est réduite chez les 2 autres sous-espèces à de minces filaments fourchus à leur extrémité; la lèvre supérieure du cloaque est bilobée, la lèvre inférieure est prolongée en un mamelon tronconique; ventralement, par-dessus la lèvre supérieure, on observe une membrane bien visible à bord postérieur libre profondément déchiqueté.

Le spicule, court, a une forme plus ou moins contournée suivant les sous-espèces.

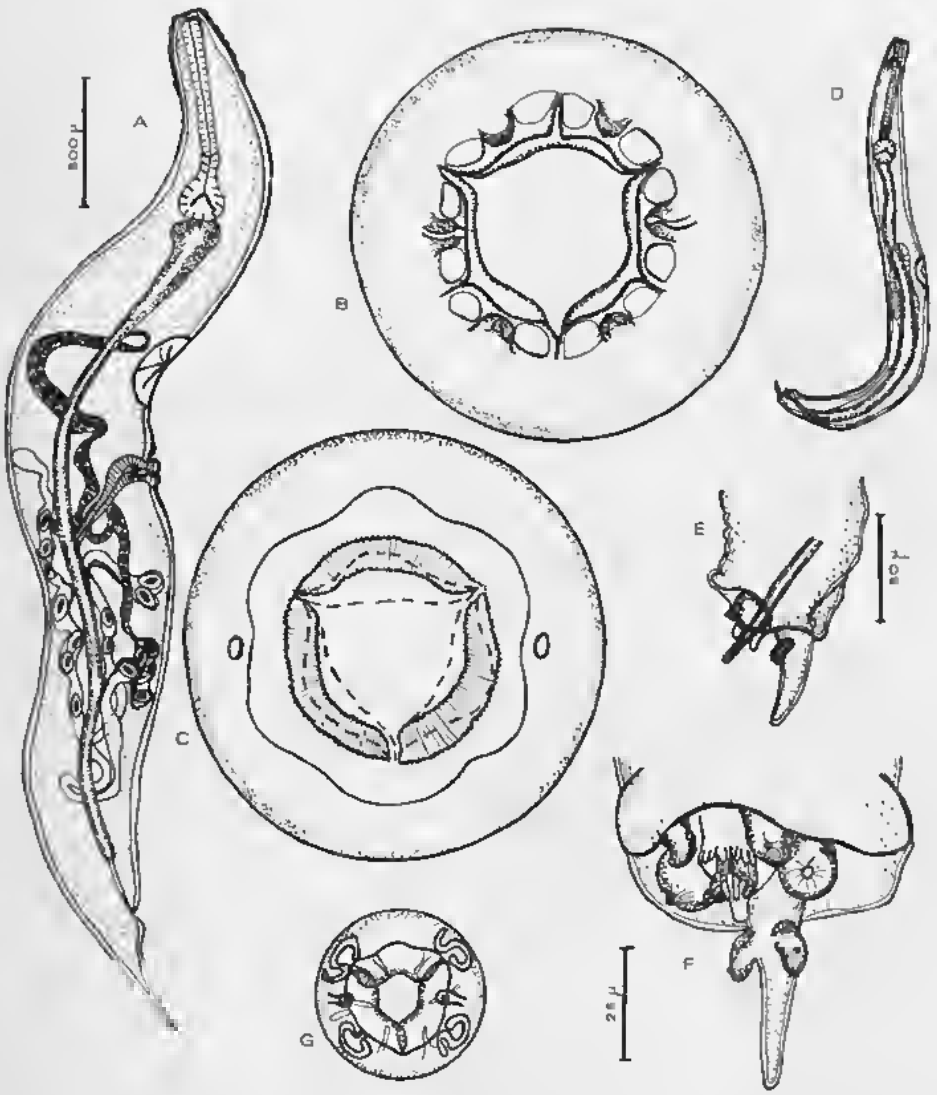


FIG. 14. — *Thelandros (Thelandros) versterae versterae* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle; C, Femelle, vue apicale profonde (les traits en tirets représentent une vue plus profonde); D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Mâle, vue apicale.

A, D : échelle : 500 µ; B, C, G, F : échelle : 25 µ; E : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

a) *Thelandros (Th.) versterae versterae* n. s. sp. (fig. 14).

Cette sous-espèce a un œsophage très court et une tête large.

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,2 mm : largeur maximum : 550 µ; anneau nerveux et vulve respectivement à 1,42 mm et 2 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 800 µ; longueur de la queue : 475 µ.

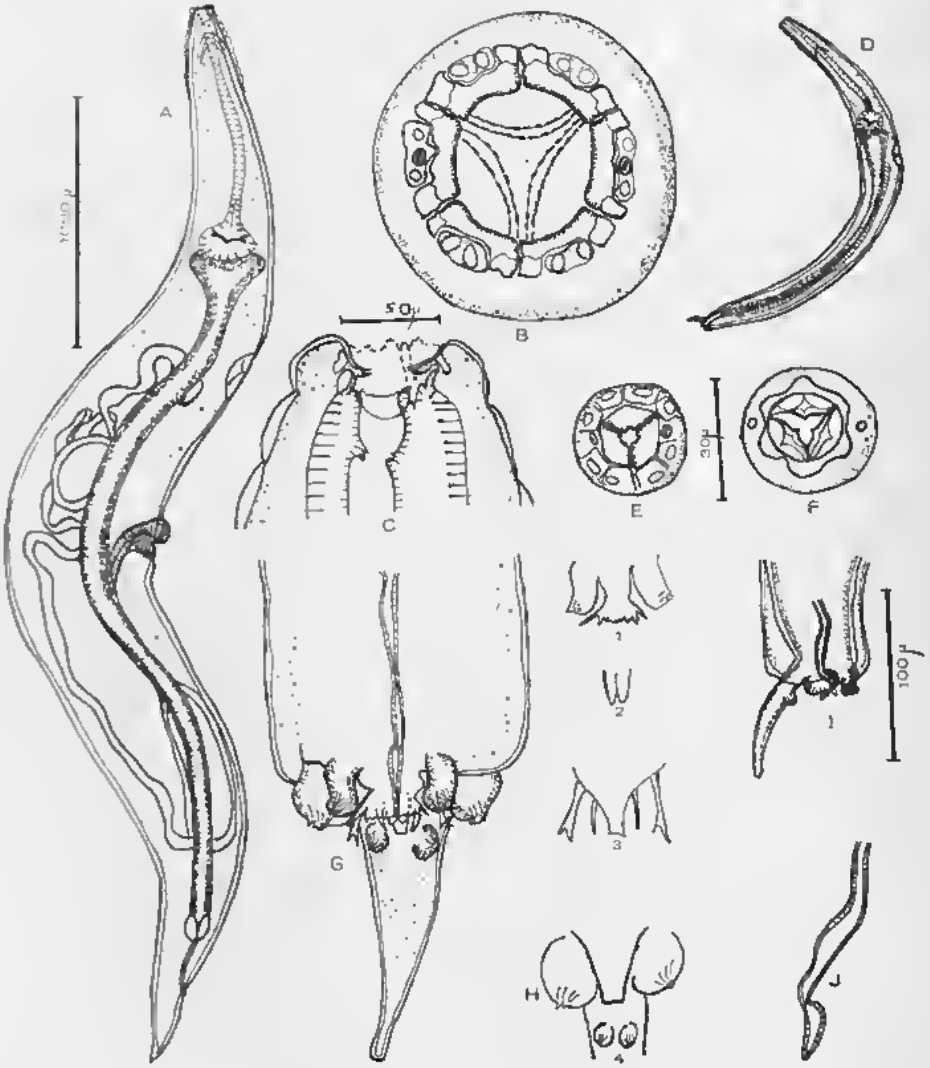


Fig. 15. — *Thelandros (Thelandros) versterae weilleae* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale (les traits en tirets représentent une vue plus profonde); C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale profonde (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale superficielle; F, Mâle, vue apicale profonde; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H (1-2-3-4), Schémas des différents plans de la région cloacale allant du plan le plus superficiel au plan le plus profond; I, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; J, Spicule.

A, D : échelle : 1 000 µ; B, E, F, G, H, J : échelle : 30 µ; C : échelle : 50 µ; I : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

Principales mensurations d'un mâle long de 1,8 mm : largeur maximum : 150 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 75 µ et 900 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 475 µ; longueur de la queue : 60 µ; les papilles caudales sont à 33 µ de l'extrémité; longueur du spicule : 75 µ.

La queue du mâle est légèrement plus courte que chez les 2 autres sous-espèces; le spicule est de forme simple.

b) *Thelandros (Th.) versterae weilleae* n. s. sp. (fig.15).

Cette sous-espèce a un œsophage de longueur moyenne et une tête moins large que la précédente.

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,45 mm : largeur maximum : 600 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 125 µ, 1,45 mm et 2,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1 mm; longueur de la queue : 300 µ.

Principales mensurations d'un mâle long de 1,7 mm : largeur maximum : 150 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 180 µ et 670 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 550 µ; longueur de la queue : 70 µ; les papilles caudales sont à 50 µ de l'extrémité; longueur du spicule : 55 µ.

Le spicule chez cette sous-espèce a une forme sinueuse et porte à son extrémité une bosse ventrale; la membrane ventrale de la région cloacale est déchiquetée en lobes très courts.

c) *Thelandros (Th.) versterae tcheprakovae* n. s. sp. (fig. 16).

Cette sous-espèce a un œsophage long et une tête étroite.

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,25 mm : largeur maximum : 600 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve respectivement à 200 µ, 1,5 mm et 2,25 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,5 mm; longueur de la queue : 350 µ.

Principales mensurations d'un mâle long de 1,55 mm : largeur maximum : 150 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 100 µ et 750 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 700 µ; longueur de la queue : 75 µ; longueur du spicule : 65 µ.

Le spicule chez cette sous-espèce est de forme assez sinueuse, mais il ne porte pas de bosse ventrale à son extrémité; la membrane ventrale de la région cloacale est déchiquetée en lobes très fins et profonds.

Discussion :

L'espèce présente d'étroites affinités, aussi bien par la structure apicale de la femelle que par l'aspect de la queue du mâle, avec une espèce parasite d'un Iguane malgache, *Thelandros blanchardi* G. Caballero 1965; elle s'en distingue cependant par de nombreux caractères, en particulier la position de la vulve chez la femelle, et la denticulation de la membrane cloacale ventrale chez le mâle.

Il est intéressant de noter que l'on retrouve chez *Thelandros blanchardi* la présence de 3 types de femelles très voisines, différant par la longueur de l'œsophage. Nous avons là 2 cas de spéciation à l'intérieur d'un même hôte; nous discuterons plus loin (chapitre IV) sur la signification de ce phénomène.

d) *Oxyuris sp.*, n° 1 (fig. 17).

Dans le même lot que les 3 types de femelles décrits ci-dessus, nous avons trouvé une forme de taille beaucoup plus réduite, mais présentant avec celles-ci des affinités certaines, par son aspect général, sa structure apicale et son extrémité antérieure légèrement vésiculeuse. Nous n'avons pas trouvé de mâle correspondant à cette forme, et nous ne savons donc pas à quel genre elle appartient. Nous plaçons sa description ici en raison de ses affinités avec les formes précédentes.

Source : MNHN, Paris

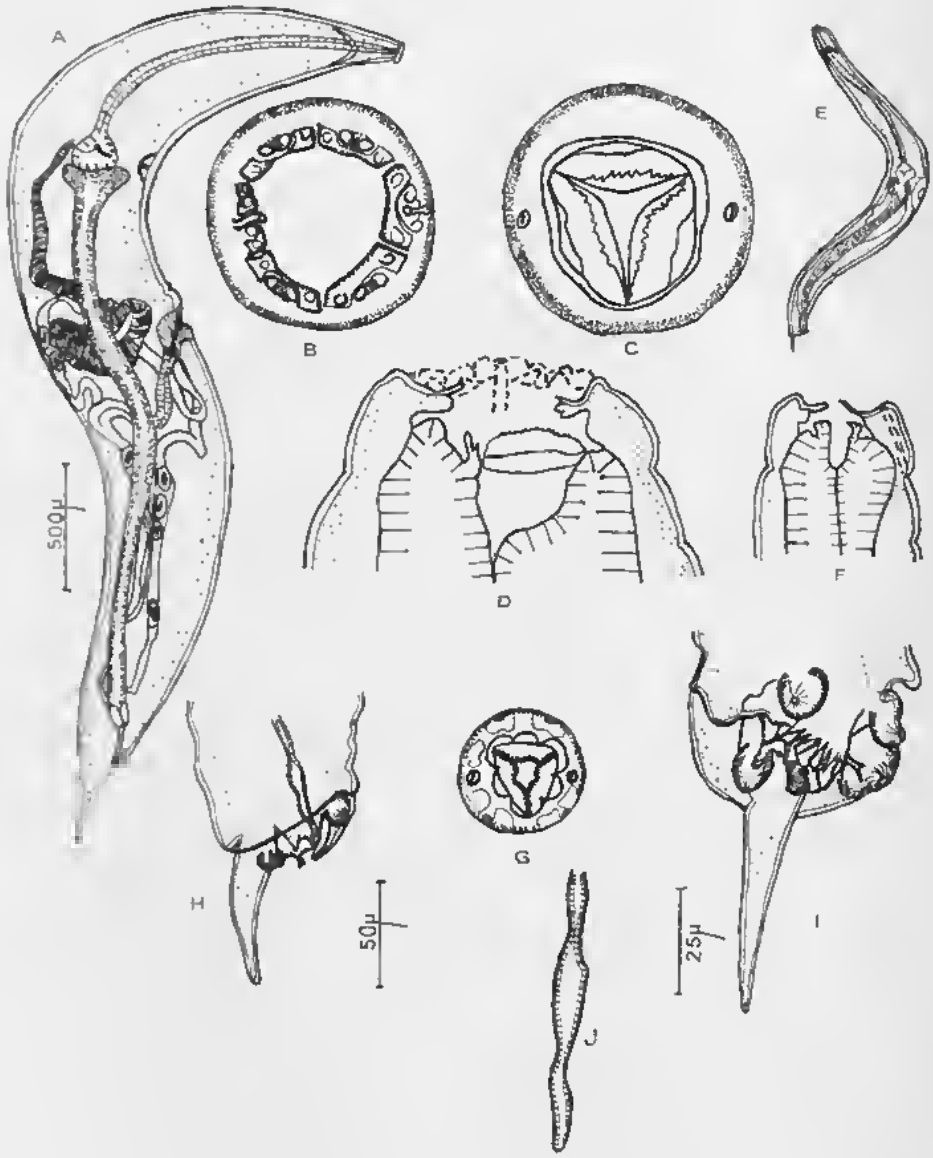


FIG. 16. — *Thelandros (Thelandros) versterae tcheprakovae* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle; C, Femelle, vue apicale profonde; D, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est dessinée en tirets); E, Mâle, vue latérale; F, Mâle, extrémité antérieure, vue médiane (l'amphide est dessinée en tirets); G, Mâle, vue apicale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; I, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; J, Spicule.

A, E : échelle : 500 µ; B, C, D, F, G, I, J : échelle : 25 µ; H : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

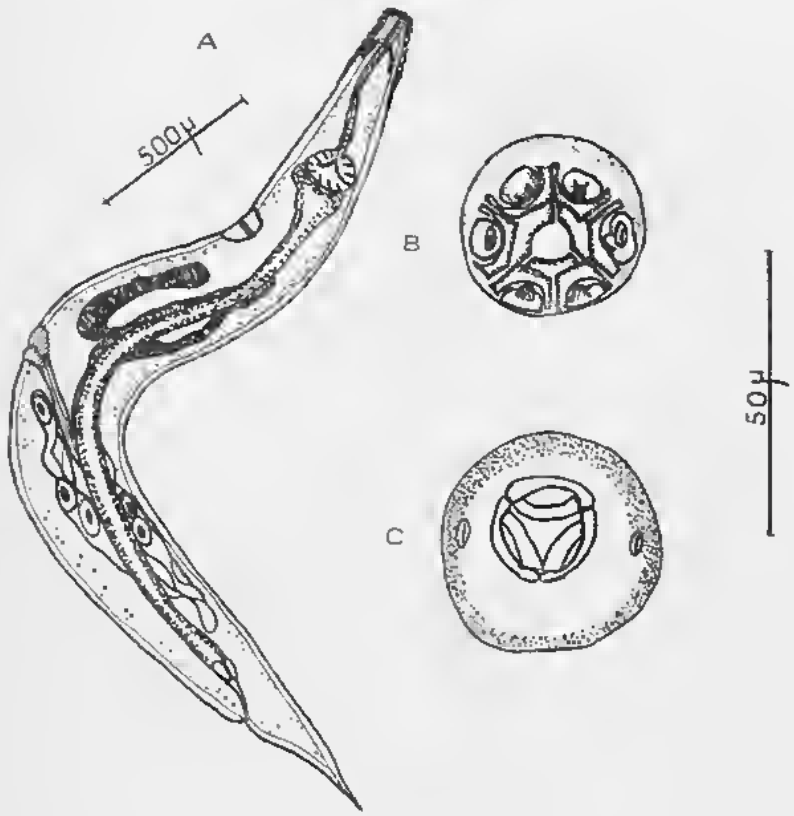


FIG. 17. — *Oxyuris* sp. n° 1. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle; C, Femelle, vue apicale profonde.
A : échelle : 500 µ; B, C : échelle : 50 µ.

Description :

Femelle de petite taille, avec un œsophage court; la cuticule de l'extrémité antérieure est légèrement détachée de l'épiderme, formant des anneaux vésiculeux.

La bouche est circulaire, munie de 3 lèvres transparentes; elle est encadrée par 6 massifs contigus, de forme trapézoïdale en vue apicale, et creusés chacun en son centre d'une cavité où se loge une papille : nous avons ainsi 2 amphides et 4 papilles submédianes.

La vulve est en position médiane; l'appareil génital présente la structure habituelle avec un ovéjecteur dirigé vers l'arrière dès le début de son parcours.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3 mm : largeur maximum : 370 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve respectivement à 150 µ, 820 µ et 1,45 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 550 µ; longueur de la queue : 400 µ.

4. **Thelandros (Th) sexlabiata** Ortlepp 1933 (fig. 18)

Syn. : *Parapharyngodon sexlabiata* Freitas 1957.

Espèce parasite de *Testudo tentoria verreauxi* et *Testudo pardalis* Bell en Afrique du Sud.

Nous donnons une planche de figures et la description des structures apicales, que nous avons étudiées sur des spécimens récoltés chez la *Testudo tentoria verreauxi*, Z. 203 collection ORTLEPP; pour la description générale, nous renvoyons au travail d'ORTLEPP.

Source : MNHN, Paris

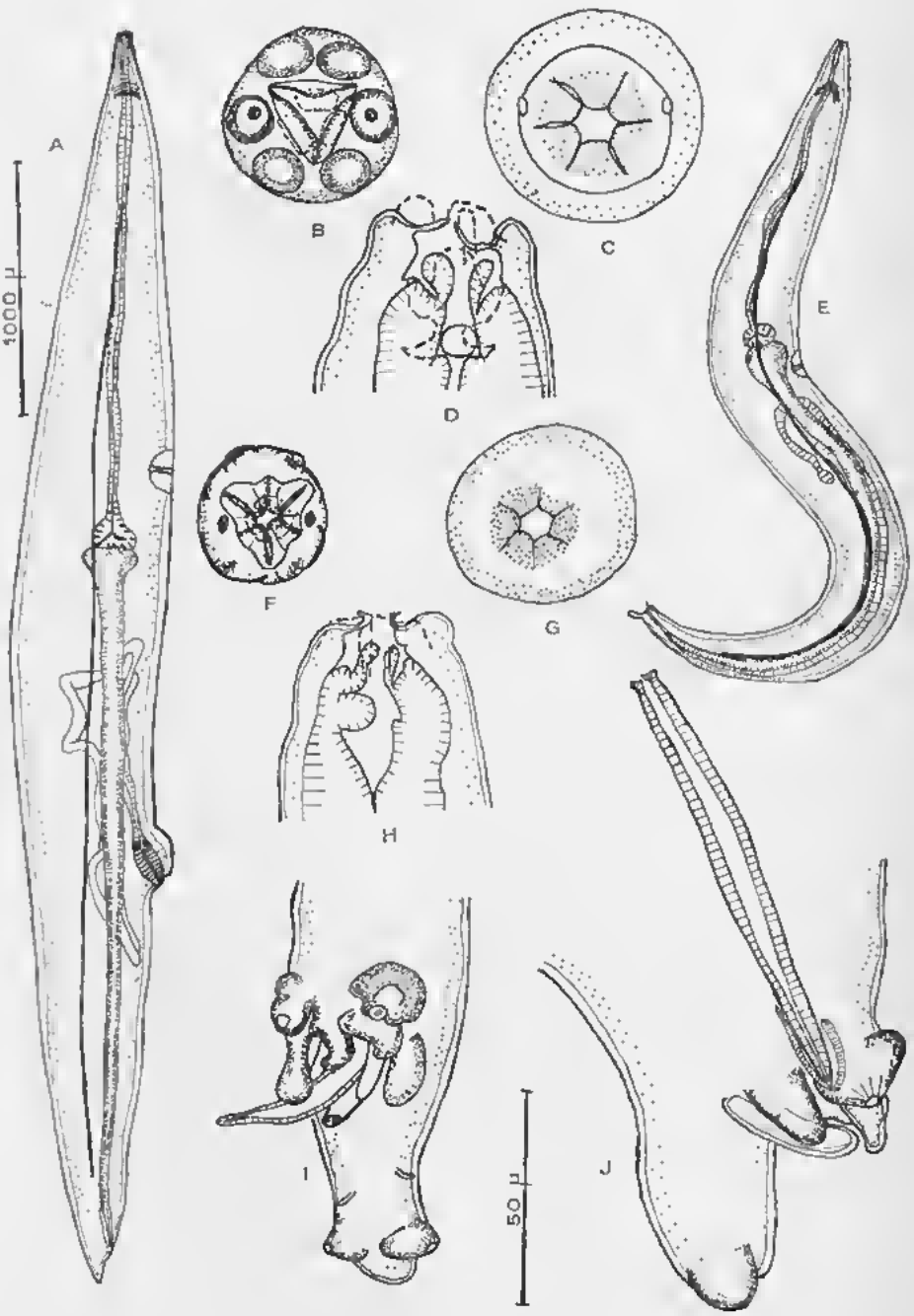


Fig. 18. — *Thelandros (Thelandros) sexlabiata* Ortlepp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle (les traits en tirets représentent une vue plus profonde); C, Femelle, vue apicale profonde; D, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (les traits en tirets représentent une vue superficielle); E, Mâle, vue latérale; F, Mâle, vue apicale superficielle; G, Mâle, vue apicale profonde; H, Mâle, extrémité antérieure, vue latérale (les traits en tirets représentent une vue superficielle); I, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; J, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, E : échelle : 1 000 µ; B, C, D, F, G, H, I, J : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

Femelle : la bouche est triangulaire, et munie de 3 lèvres transparentes; on observe autour de la bouche 6 grosses papilles disposées en cercle, dont les 2 latérales correspondent aux amphides.

Mâle : la bouche est munie de 6 lèvres transparentes; elle possède 2 amphides et 4 papilles submédianes.

Par l'aspect de la queue du mâle, cette espèce est intermédiaire entre les genres *Tachygonetria* et *Thelandros* ; elle se rapproche des *Tachygonetria* par la position presque latérale des papilles caudales et par la disparition presque complète de la portion terminale de la queue au-delà de ces papilles; cependant, on constate en vue latérale que cette queue est insérée dorsalement sur le corps et est réduite en épaisseur, comme dans le genre *Thelandros*.

C. — Genre *ORTLEPPNEMA* n. g.

Espèce-type : **Ortleppnema possompesi** n. sp.

Nous avons trouvé chez les Tortues malgaches 2 espèces vicariantes qui, en raison de l'aspect tout à fait particulier de la queue des mâles, ont nécessité la création d'un genre nouveau. Comme pour les 2 sous-espèces de *Thelandros pyxis*, la vicariance est indépendante de l'espèce-hôte.

1. **Ortleppnema possompesi** n. sp. (fig. 19)

L'espèce a été trouvée chez la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q (matériel type). Nous l'avons retrouvée chez les *Pyxis arachnoïdes* 103 Q et 1 000 F et chez les *Testudo radiata* 95 Q et 104 Q.

Description :

Espèce de grande taille, à œsophage long et mince, et à queue très courte dans les 2 sexes; les 2 sexes portent des ailes latérales naissant légèrement au-delà de la limite du quart antérieur de l'œsophage et se terminant au niveau de l'anus chez la femelle, nettement en avant du cloaque chez le mâle; il existe un dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale.

Femelle : Bouche munie de 3 lèvres transparentes; la lèvre dorsale est divisée jusqu'à la base en 2 lobes égaux, tandis que chaque lèvre ventro-latérale comprend un lobe ventral assez grand et un lobe latéral très réduit; 2 amphides latérales et 6 grosses papilles disposées de la manière suivante : 2 larges papilles doubles en position dorso-latérale et 2 paires de papilles simples en position ventro-latérale.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents, la dorsale étant plus large et plus plate que les ventro-latérales.

Vulve assez postérieure située légèrement en dessous de la limite des 2/3 antérieurs du corps; sa lèvre antérieure et sa lèvre postérieure sont également saillantes; l'appareil génital est du type habituel.

La queue se rétrécit brusquement à mi-longueur pour se terminer en une pointe conique.

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,1 mm : largeur maximum : 350 μ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 250 μ, 1,6 mm et 2,8 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,7 mm; longueur de la queue : 150 μ; dimensions des œufs 120 μ/50 μ; les ailes latérales, larges de 20 μ, débutent à 500 μ de l'extrémité antérieure et se terminent au niveau de l'anus.

Mâle : Bouche munie de 6 lèvres transparentes; 2 amphides latérales et 4 petites papilles submédianes. Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents.

Queue courte, comprenant une partie large, d'aspect rectangulaire en vue ventrale, et une pointe conique; l'aspect rectangulaire de la partie large est dû à la présence d'ailes caudales à bord rectiligne, qui sont soutenues par les papilles caudales et les phasmides; les papilles caudales sont volumineuses et en position latérale. La 1re et la 3e paire de papilles cloacales sont très volumineuses, la 2e paire est beaucoup plus réduite; la lèvre inférieure du cloaque se prolonge en un mamelon assez court (6 μ).

Source : MNHN, Paris

Spicule simple, acicul aire, à extrémité distale taillée en biseau; petit gubernaculum en V très ouvert.

Principales mensurations d'un mâle long de 2,7 mm : largeur maximum : 200 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 200 µ et 1,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,15 mm; longueur du spicule : 80 µ; longueur de la queue : 40 µ avec une pointe conique de 15 µ; les ailes latérales débutent à 360 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 400 µ de la pointe caudale (l'aile gauche débutant un peu en avant et se terminant un peu en arrière de l'aile droite).

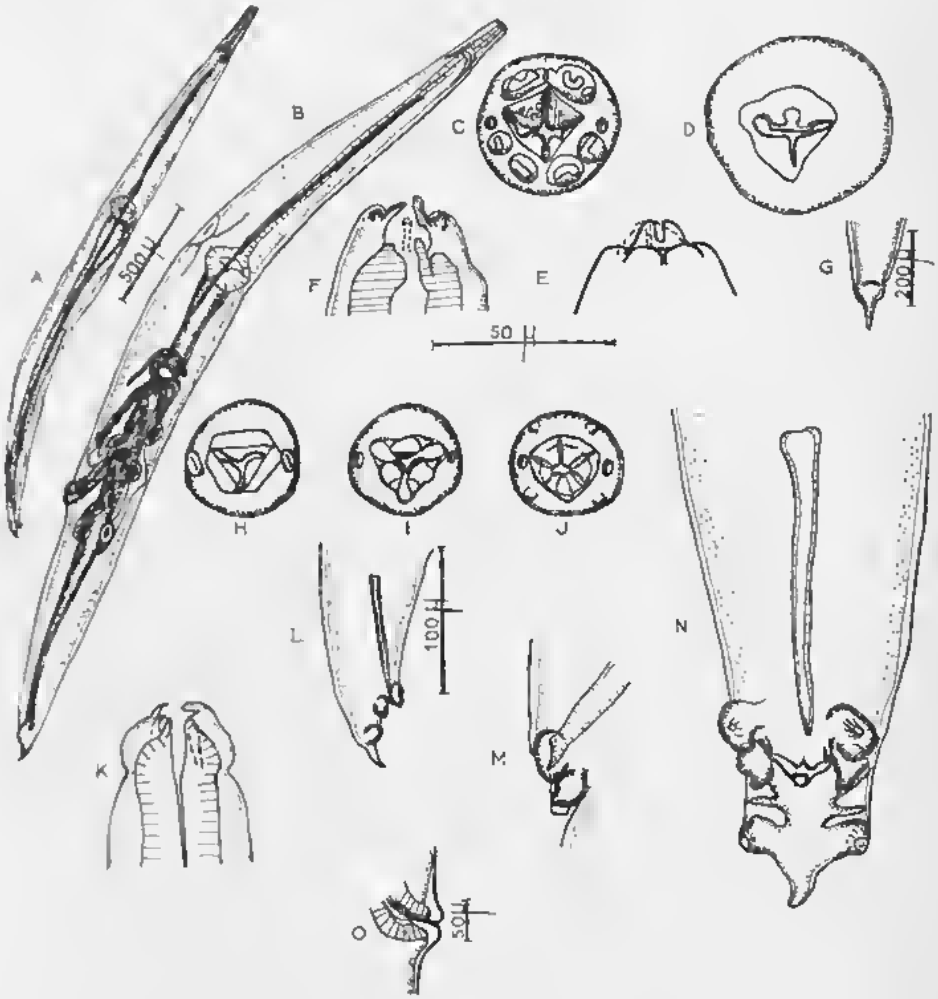


Fig. 19. — *Orlleppnema possompesi* n. sp. A, Mâle, vue latérale; B, Femelle, vue latérale; C, Femelle, vue apicale superficielle; D, Femelle, vue apicale profonde; E, Femelle, extrémité antérieure, vue dorsale superficielle montrant la lèvre dorsale profondément incisée; les lèvres latéro-ventrales visibles en profondeur sont marquées en tirets; F, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale, coupe optique (l'amphide superficielle est marquée en tirets); G, Femelle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, I, Mâle, vues apicales profondes (la figure H est la plus profonde); J, Mâle, vue apicale superficielle; K, Mâle, extrémité antérieure, vue latérale, coupe optique (l'amphide superficielle est marquée en tirets); L, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; M, Mâle, région cloacale, vue latérale montrant l'extrémité du spicule taillée en biseau; N, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; O, Femelle, vulve, vue latérale.

A, B : échelle : 500 µ; C, D, E, F, H, I, J, K, M, N : échelle : 50 µ; L : échelle : 100 µ; O : échelle : 50 µ; G : échelle : 200 µ.

Source : MNHN, Paris

2. **Ortleppnema radiatum** n. sp. (fig. 20)

Chez la *Testudo radiata* 101 Q, nous avons trouvé une espèce très voisine de la précédente, mais qui en diffère par plusieurs caractères; les structures apicales en particulier n'étant pas identiques, il nous a paru nécessaire de créer 2 espèces différentes.

Description :

Nous donnerons simplement pour cette espèce les principales mensurations et les caractères qui la distinguent de l'espèce précédente :

Femelle : Principales mensurations d'une femelle longue de 5,7 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 280 µ, 2 mm et 3,7 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 2,15 mm; longueur de la queue : 300 µ; les ailes latérales débutent à 700 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 600 µ de l'extrémité postérieure.

Elle se distingue de la femelle de l'espèce précédente :

— par sa taille plus grande,
— par sa queue relativement plus longue,
— par l'aspect de l'ouverture vulvaire qui est ici entourée par un anneau membraneux saillant,
— par l'aspect de l'extrémité postérieure : les ailes latérales se terminent ici très en avant de l'anus,
— par la structure céphalique qui possède ici une symétrie triradiée: il existe 6 lèvres transparentes (ou 3 lèvres divisées jusqu'à leur base); ces lèvres sont dressées perpendiculairement à la surface apicale et sont doublées chacune par un lobe sous-jacent.

Mâle : Principales mensurations d'un mâle long de 3,8 mm : largeur maximum : 300 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 200 µ et 1,45 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,4 mm; longueur de la queue : 85 µ avec une pointe conique de 45 µ; longueur du spicule : 200 µ; les ailes latérales débutent à 600 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 650 µ de l'extrémité postérieure.

Il se distingue du mâle de l'espèce précédente :

— par sa taille plus grande, mais il existe une grande variation de taille individuelle,
— par la longueur de la queue, en particulier de la pointe conique terminale (elle mesure ici 45 µ au lieu de 15 µ dans l'espèce précédente),
— par la longueur du mamelon qui prolonge la lèvre inférieure du cloaque (il mesure ici 18 µ au lieu de 6 µ dans l'espèce précédente),
— par la longueur du spicule (200 µ au lieu de 80 µ),
— par la structure céphalique : il existe ici 3 lèvres très profondément divisées, formant ainsi 6 lobes dont chacun est lui-même incisé au sommet.

Discussion :

La queue du mâle chez ces 2 espèces, par ses ailes caudales soutenues par les papilles caudales, présente un aspect tout à fait particulier qui ne correspond à aucun des genres actuellement connus et nécessite la création d'un genre nouveau, le genre *Ortleppnema* dont la diagnose est la suivante :

Pharyngodoninae — Œsophage comprenant un corpus cylindrique long et mince et un isthme court. Vulve située dans le tiers postérieur du corps. 3 paires de papilles au niveau du cloaque et une seule paire post-cloacale volumineuse. Ailes caudales à bord libre rectiligne soutenues par les papilles caudales et les phasmides. Espèce-type : *Ortleppnema possompesi* n. sp. Autre espèce : *Ortleppnema radiatum* n. sp.

Par ses ailes soutenues par les papilles caudales, ce genre paraît plus primitif que les genres *Alaeuris*, *Mehdiella* et *Tachygonetria*.

Source : MNHN, Paris

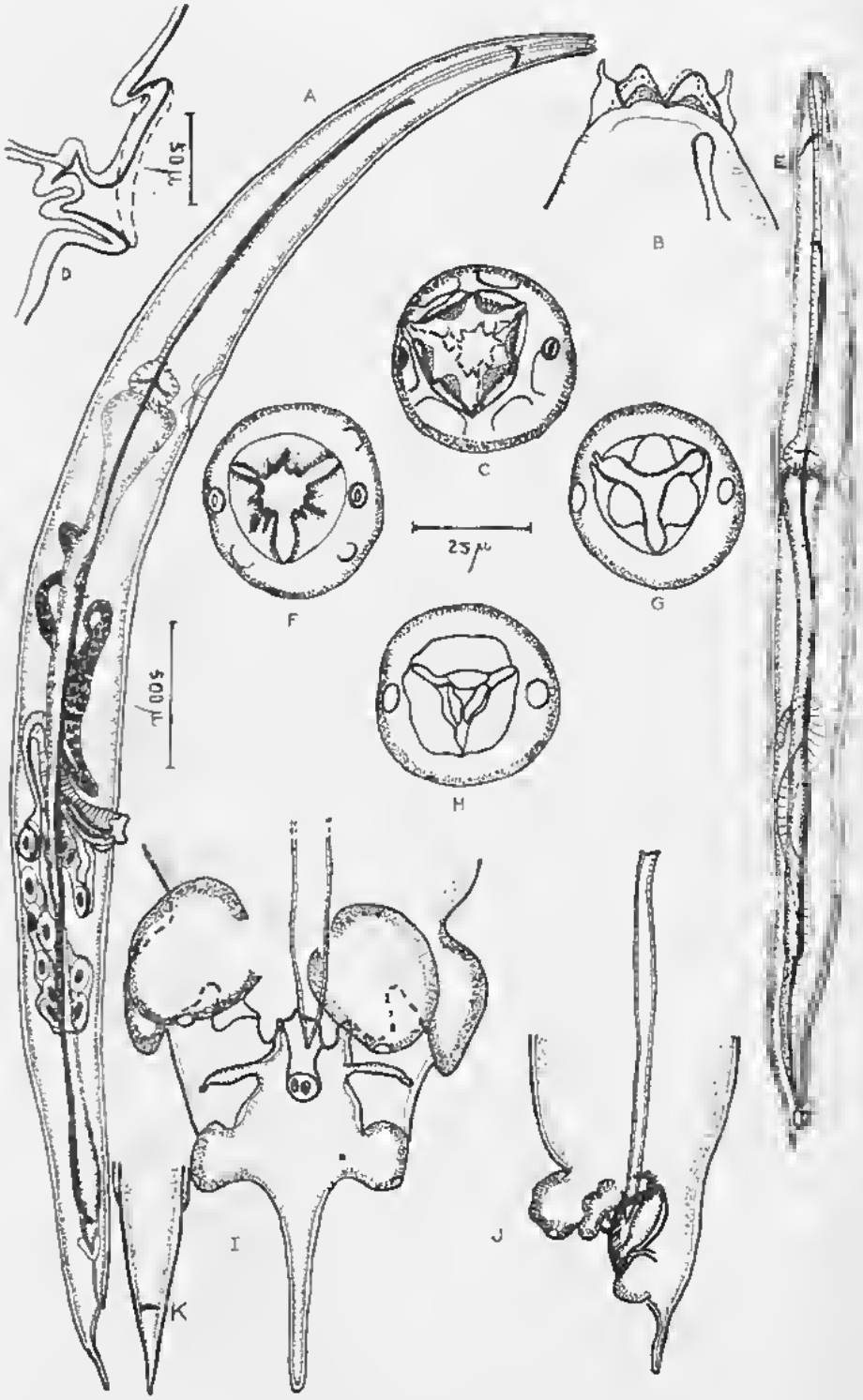


Fig. 20. — *Orlleppnema radiatum* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale superficielle montrant les lèvres dressées; les lèvres visibles en profondeur sont indiquées en tirets; C, Femelle, vue apicale superficielle (les traits en tirets indiquent une vue plus profonde); D, Femelle, vulve, vue latérale; E, Mâle, vue latérale; F, Mâle, vue apicale superficielle; G, H, Mâle, vues apicales profondes; la figure H est la plus profonde; I, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; J, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; K, Femelle, extrémité postérieure, vue ventrale.

A, E, K : échelle : 500 µ; B, C, F, G, H, I : échelle : 25 µ; D, J : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

D. — Genre *THAPARIA* Ortlepp 1933

Espèce-type : **Thaparia macrospiculum** Ortlepp

Le genre *Thaparia* a été créé par Ortlepp (1933) pour une espèce, *T. macrospiculum*, parasite de *Testudo tentoria verreauxi* d'Afrique du Sud, les principales caractéristiques du genre étant :

— un œsophage constitué de 2 parties presque égales, par suite de l'allongement considérable de l'isthme œsophagien,

— chez la femelle, une vulve située au voisinage de l'anus et un vestibule très long,

— chez le mâle, un spicule très long et une queue pourvue d'ailes caudales.

Walton (1912) décrit une seconde espèce, *T. contortospicula*, chez une Tortue des Galapagos et nous avons nous-même découvert une 3e espèce, *T. domerguei*, chez les Tortues malgaches.

La présence d'un œsophage constitué de 2 parties à peu près égales se retrouve chez une espèce possédant par ailleurs tous les caractères du genre *Tachygonetria*, *Tachygonetria thapari* Dubinina. Or, nous avons constaté que la structure apicale de *Tachygonetria thapari* présentait une très grande ressemblance avec celles de *Thaparia domerguei* et de *Thaparia contortospicula*, il semble donc y avoir entre ces espèces un lien phylogénique très étroit, et l'identité des structures œsophagiennes n'apparaît pas comme un simple caractère de convergence; cette constatation nous a amenée à grouper les 3 espèces de *Thaparia* et *Tachygonetria thapari* dans un même genre, en modifiant la diagnose du genre *Thaparia* pour y faire entrer l'espèce *Tachygonetria thapari* :

Genre *Thaparia* : *Pharyngodoninae* – Bouche à trois lèvres – Œsophage relativement court divisé en 2 portions de taille à peu près égale, par suite de l'allongement de l'isthme. 4 paires de papilles caudales : 3 paires au niveau du cloaque et 1 paire vers l'extrémité postérieure. Ailes caudales chez le mâle présentes ou absentes. Espèce-type : *Thaparia macrospiculum* Ortlepp.

Le genre *Thaparia* ainsi défini comprend 5 formes vicariantes, réparties dans 4 régions très éloignées :

1. Thaparia thapari (Dubinina, 1949) n. comb.

Cette espèce possède 2 formes vicariantes, l'une paléarctique, l'autre sud-africaine.

a) *Thaparia thapari thapari* (Dubinina) (fig. 21, 22).

Syn. : *Tachygonetria thapari* Dubinina 1949.

L'espèce a été décrite pour la première fois chez *Testudo graeca ibera* par Thapar (1925) qui n'a rencontré que des femelles (Oxyuris sp.). Dubinina (1949) décrit mâles et femelles chez *Testudo horsfieldii*. Elle est signalée par Dyk et Dykova (1956) chez *Testudo graeca* et par Schad, Kunz et Wells (1960) chez *Testudo graeca ibera*.

Nous l'avons nous-même rencontrée chez toutes les espèces de Tortues paléarctiques que nous avons autopsiées : *Testudo graeca graeca* d'Algérie et du Maroc, *Testudo hermanni* de Rome, *Testudo graeca zarudnyi* d'Iran,

Source : MNHN, Paris

Testudo horsfieldii. Nous en avons donné une description dans un travail précédent (1961) et nous reproduisons simplement ici les planches de figures correspondantes. Si l'on excepte l'extrémité antérieure, elle possède tous les caractères du genre *Tachygonetria* : vulve dans la région moyenne du corps et vagin court chez les femelles, queue tronquée à l'extrémité, dépourvue d'ailes caudales et spicule court chez les mâles.

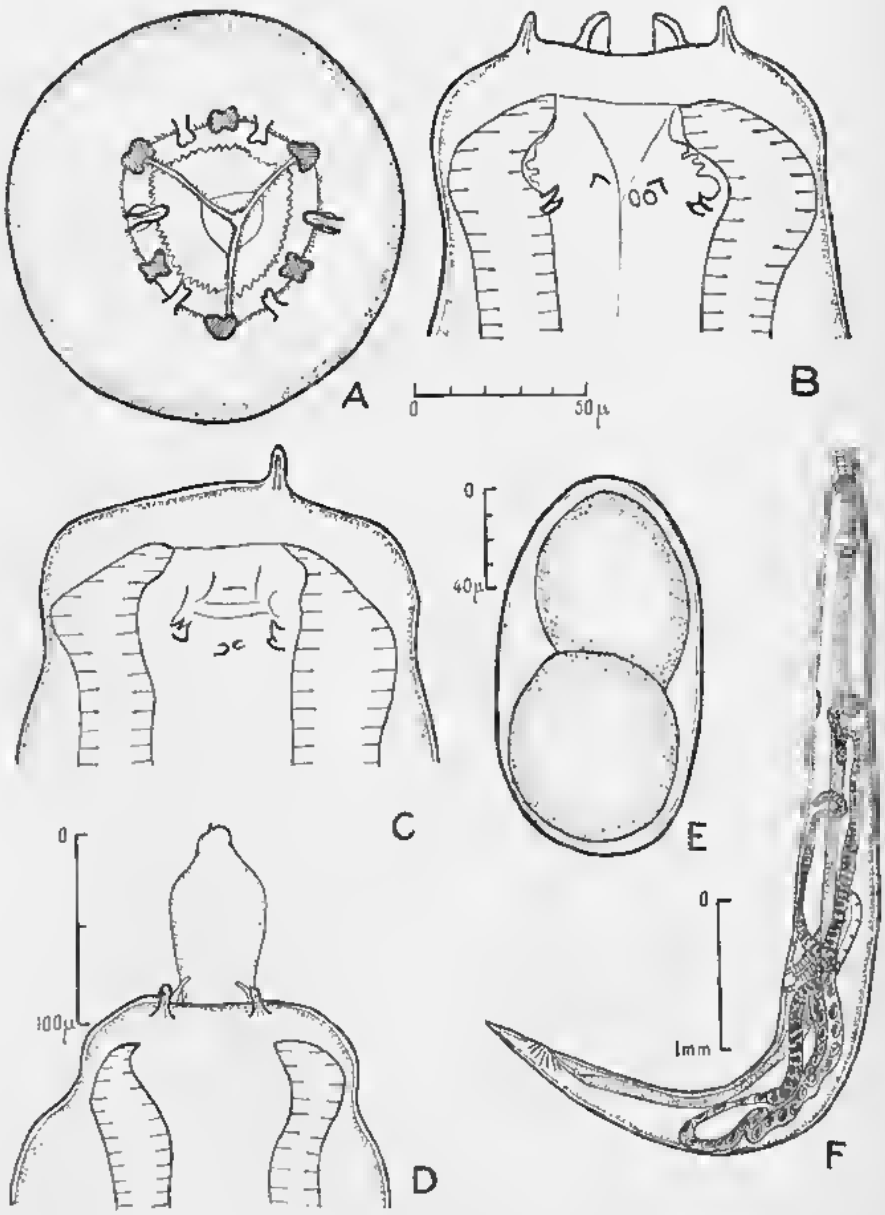


FIG. 21. — *Thaparia thapari thapari* (Dublnina), femelle. A, Vue apicale; B, Extrémité apicale, vue médiane; C, Extrémité apicale, vue latérale; D, Extrémité apicale, vue médiane, trompe dévaginée; E, Œuf; F, Corps entier, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

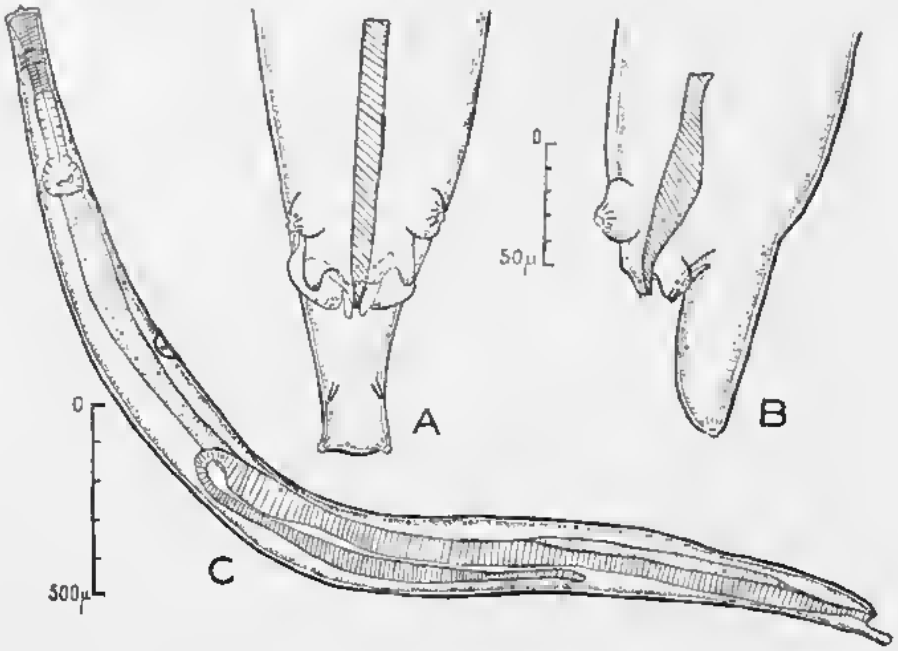


FIG. 22. — *Thaparia thapari thapari* (Dubinina), mâle. A, Extrémité postérieure, vue ventrale; B, Extrémité postérieure, vue latérale; C, Corps entier, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

b) *Thaparia thapari australis* n. s. sp. (fig. 23).

Dans l'intestin d'une *Testudo pardalis* (106 Q) du Jardin Zoologique National de Prétoria, nous avons trouvé une forme très voisine de la précédente.

Description :

Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes, constituées chacune de 2 parties articulées; la partie distale, mobile autour de sa charnière d'insertion sur la partie basale, a son bord libre échancré en son milieu; on observe 2 amphides en forme de bâtonnets rigides qui se dressent au-dessus de la surface apicale et 4 petites papilles submédianes pédonculées; au même niveau que les papilles et les amphides, il existe 3 petites pièces chitinoïdes cordiformes, une ventrale et 2 latéro-dorsales; 3 autres pièces beaucoup moins chitinoïdes et peu visibles alternent avec les précédentes (une en position dorsale et 2 latéro-ventrales); la cuticule de l'extrémité apicale porte des dessins irréguliers.

Nous n'avons pas retrouvé la cavité buccale, armée de 6 dents, caractéristique de la forme précédente; à leur extrémité antérieure, les 3 lobes œsophagiens portent simplement sur leur face interne une rangée de denticules; l'œsophage, court et épais, est constitué de 2 parties à peu près égales.

Femelle : La vulve est située au milieu du corps; l'appareil génital est du type habituel, avec un vestibule court (200 µ).

Principales mensurations d'une femelle longue de 6,5 mm : largeur : 450 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,45 mm et 3,2 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 630 µ (corpus : 260 µ, isthme + bulbe : 370 µ); longueur de la queue : 600 µ; dimension des œufs : 150 µ sur 70 µ.

Mâle : La queue du mâle est dépourvue d'ailes caudales; elle est tronquée postérieurement avec une paire de papilles latérales aux angles de l'extrémité: dorsalement, elle se prolonge au-delà des papilles en un petit lobe qui est un vestige de la pointe caudale terminale.

Source : MNHN, Paris

La région cloacale est du type habituel; par-dessus la lèvre supérieure du cloaque, on observe une membrane superficielle peu visible, dessinant plusieurs lobes.

Le spicule est court, aciculaire.

Principales mensurations d'un mâle long de 4,3 mm : largeur : 300 μ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 100 μ et 1,32 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 460 μ (corpus : 200 μ; isthme + bulbe : 260 μ); longueur de la queue : 90 μ; longueur du spicule : 90 μ.

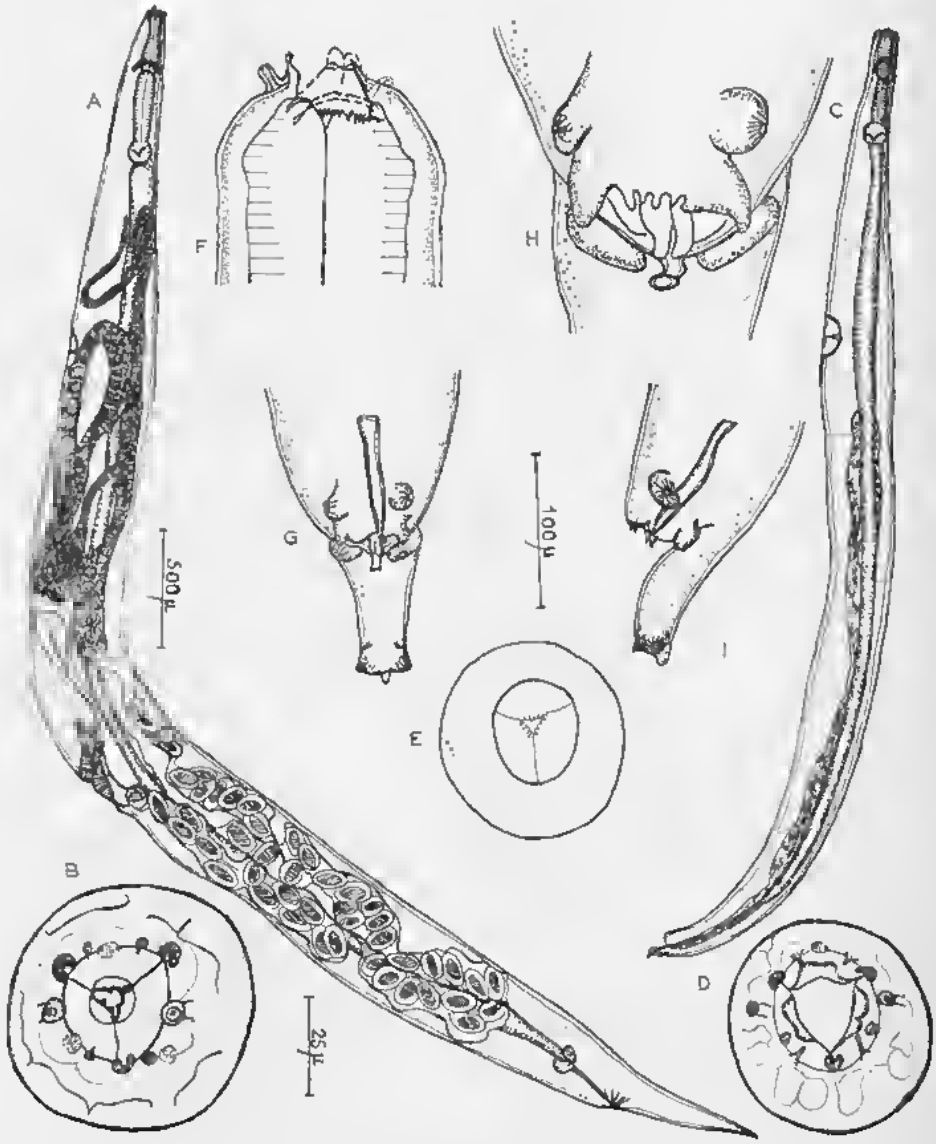


FIG. 23. — *Thaparia thapari australis* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale; C, Mâle, vue latérale. D, Mâle, vue apicale superficielle; la partie distale des lèvres s'est retroussée sur la partie proximale; E, Mâle, vue apicale profonde; F, Mâle, extrémité antérieure, vue dorsale (la lèvre dorsale superficielle est indiquée en tirets). G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Mâle, région cloacale, vue ventrale; I, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, C : échelle : 500 μ; B, D, E, F, H : échelle : 25 μ; G, I : échelle : 100 μ.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

Cette forme est extrêmement voisine de la forme paléarctique; elle s'en distingue par quelques particularités qui justifient la création d'une sous-espèce nouvelle :

1° Le groupe des 3 pièces chitinoïdes dorsale et latéro-ventrales de la surface apicale est beaucoup moins visible que sur l'autre forme.

2° Elle ne possède pas de cavité buccale armée de 6 dents.

3° Le spicule est légèrement plus court (90 μ au lieu de 110 μ), pour une queue légèrement plus longue (90 μ au lieu de 70 μ).

2. **Thaparia domerguei** n. sp. (1) (fig. 24)

L'espèce a été trouvée chez la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q. Nous l'avons retrouvée chez toutes les *Pyxix arachnoïdes* que nous avons disséquées et chez la *Testudo radiata* 95 Q.

Description :

Espèce à corps robuste, à extrémité antérieure brusquement tronquée.

Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes à bord libre légèrement échaneré en son milieu; chaque lèvre comprend 2 parties articulées; la portion basale est doublée intérieurement par une assise dont le bord distal est déchiqueté. 2 amphides latérales en forme de bâtonnets rigides qui se dressent au-dessus de la surface apicale; 4 papilles submédianes pédonculées. La cuticule de l'extrémité apicale porte des dessins irréguliers.

Il existe une cavité buccale dont le fond est tapissé par 6 petites dents peu chitinoïdes. L'œsophage, court et épais, est constitué de 2 parties de taille à peu près égales.

Femelle : la vulve, surplombée par un repli de la paroi du corps, est située légèrement en avant de l'anus. L'appareil génital est constitué des éléments habituels, mais le vestibule est lui très long (800 μ); il se dirige vers l'extrémité antérieure parallèlement à l'intestin; le sphincter est d'abord dirigé vers l'avant, sur une longueur de 300 μ, puis il se recourbe en crosse et descend vers l'arrière; la trompe impaire est dirigée vers l'extrémité postérieure et les 2 utérus remontent vers l'avant.

La queue est courte et conique.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,7 mm : largeur : 250 μ; pore excréteur situé à 1 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 600 μ (corpus : 250 μ, isthme + bulbe : 350 μ); vulve située à 200 μ en avant de l'anus; longueur de la queue : 250 μ; dimensions des œufs : 90 μ sur 45 μ; longueur du vestibule : 800 μ.

Mâle : la queue du mâle est brusquement tronquée postérieurement et porte une paire de papilles latérales aux angles de l'extrémité tronquée; elle possède 2 large ailes caudales qui s'insèrent légèrement en avant des papilles caudales postérieures.

3 paires de papilles au niveau du cloaque; la paire postérieure est en forme de pied.

Spicule mince et très long; il s'élargit et devient membraneux à son extrémité distale. Gubernaculum en Y.

Principales mensurations d'un mâle long de 2 mm : largeur maximum : 150 μ; longueur de l'œsophage : 440 μ (corpus : 200 μ, isthme + bulbe : 240 μ); pore excréteur situé à 630 μ de l'extrémité antérieure; longueur de la queue : 90 μ; longueur du spicule : 900 μ.

Discussion :

L'espèce se distingue de *Thaparia macrospiculum* Ortlepp par la longueur du vestibule et du spicule; ces organes sont beaucoup plus longs dans l'espèce d'Ortlepp (vestibule de 1,8 à 1,9 mm, et spicule de 2,57 à 3, 4mm); elle se distingue de *Thaparia contortospicula* Walton par la position de la

(1) La présente description valide et amende le nom spécifique « domergul » publié comme *nomen nudum in* Petter 1963.

Source : MNHN, Paris

vulve (celle-ci est beaucoup plus antérieure chez l'espèce de WALTON), et par la forme de la queue du mâle (elle n'est pas tronquée, mais terminée par une longue pointe chez l'espèce de WALTON); il s'agit donc d'une nouvelle espèce, que nous nommons : *Thaparia domerguei*.

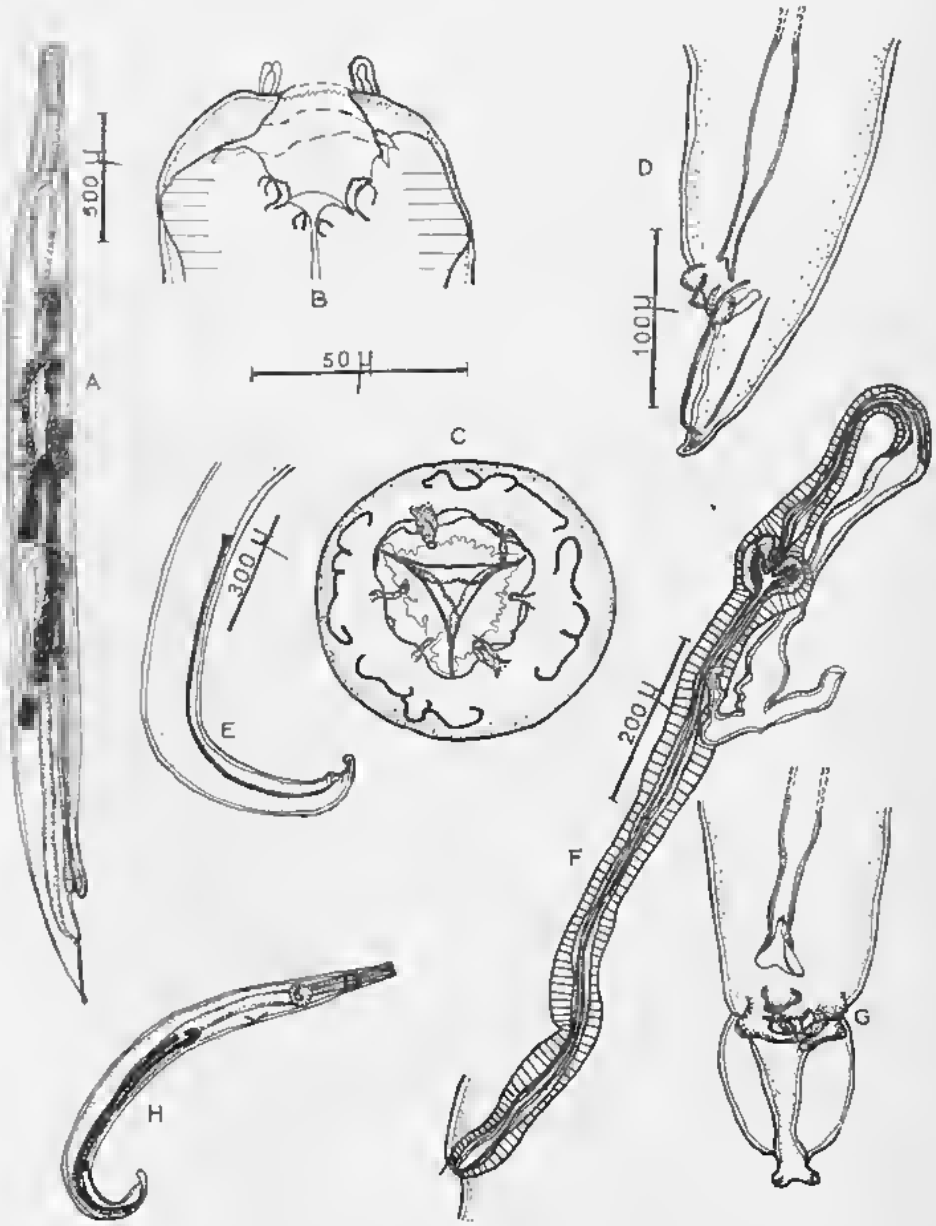


FIG. 24. — *Thaparia domerguei* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue médiane; C, Femelle, vue apicale superficielle; D, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; E, Mâle, partie postérieure, vue latérale; F, Femelle, ovéjecteur; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Mâle, vue latérale.

A, H : échelle : 500 µ; B, C : échelle : 50 µ; D G : échelle : 100 µ; E. échelle : 300 µ; F : échelle : 200 µ.

Source : MNHN, Paris

Sa structure céphalique présente une très étroite ressemblance avec celle de *Thaparia thapari* : mêmes lèvres constituées de 2 parties articulées, doublées sur leur partie basale par une assise à bord libre denticulé, mêmes amphides en forme de bâtonnets rigides, mêmes papilles submédianes pédonculées; elle s'en distingue uniquement par l'absence des petites pièces chitinoïdes qui alternent avec les papilles et les amphides chez *Thaparia thapari*.

3. **Thaparia macrospiculum** Ortlepp 1933 (fig. 25, 26)

Espèce parasite de *Testudo tentoria verreauxi* et de *Testudo pardalis* en Afrique du Sud.

Nous avons pu étudier la structure apicale chez une femelle récoltée chez une *Testudo pardalis* (collection Ortlepp S. 1410) et nous avons constaté qu'elle était presque identique à celle de *Thaparia domerguei* : nous retrouvons ici encore les lèvres constituées de 2 parties articulées, doublées par une assise à bord denticulé, et les amphides en bâtonnets rigides.

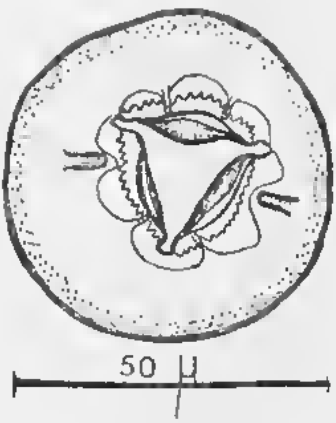


Fig. 25. — *Thaparia macrospiculum* Ortlepp. Femelle, vue apicale (sur la figure, la partie distale des lèvres se trouve dressée à la verticale).

4. **Thaparia contortospicula** Walton 1942 (fig. 27)

Espèce parasite d'une Tortue des Galapagos (vraisemblablement *Testudo elephantopus* Harlan) aux Iles Galapagos.

Thaparia thapari semble, par l'absence d'ailes caudales chez le mâle, la plus évoluée de cette série d'espèces vicariantes. L'extrême allongement du vagin, entraînant le déplacement de la vulve vers l'extrémité postérieure, et l'allongement parallèle du spicule chez les autres espèces nous paraissent des caractères d'hyperthélie fréquents chez les formes insulaires, et sans véritable valeur évolutive.

Source : MNHN, Paris

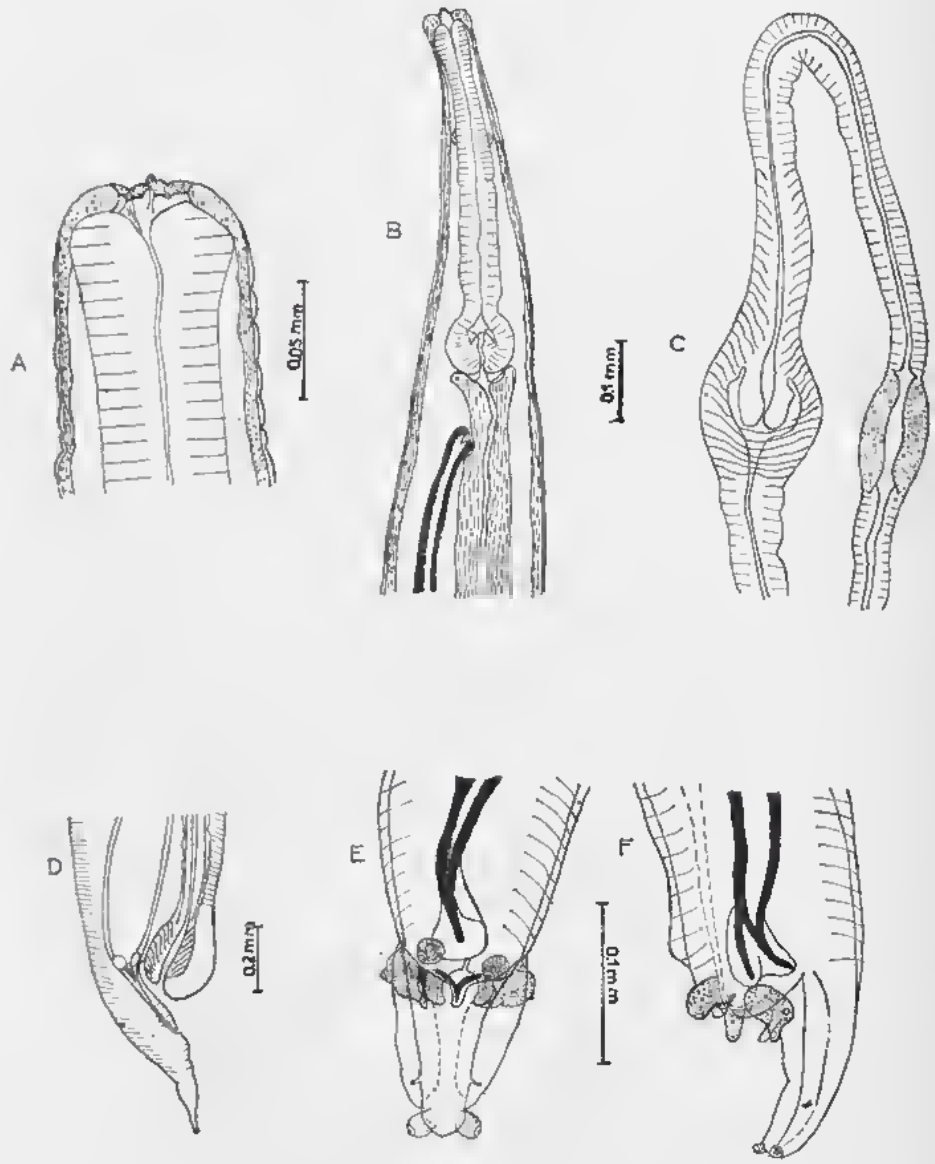


FIG. 26. — *Thaparia macrospiculum* Ortlepp. A, Extrémité céphalique; B, Extrémité antérieure; C, Portion de l'appareil génital femelle; D, Extrémité caudale de la femelle; E, Extrémité caudale du mâle, vue ventrale; F, Extrémité caudale du mâle, vue latérale. D'après ORTLEPP, 1933.

Source : MNHN, Paris

Il est intéressant de noter qu'en Afrique du Sud et chez la même espèce-hôte, *Testudo pardalis*, nous avons trouvé les 2 types de formes (type paléarctique à aspect de *Tachygonetria* et type insulaire).

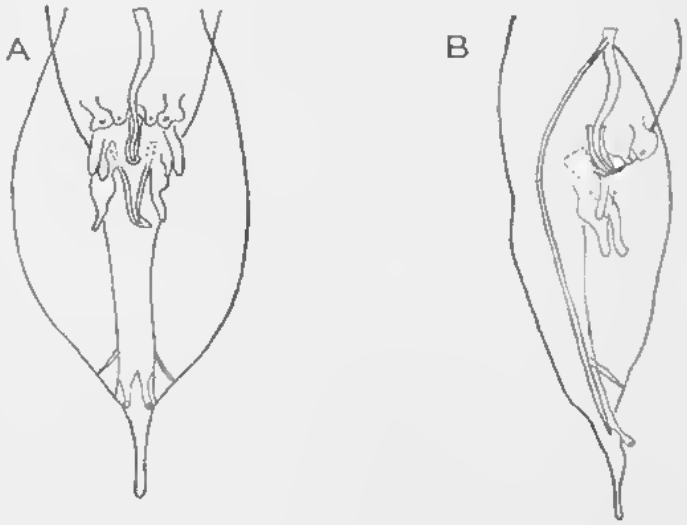


FIG. 27. — *Thaparia contortospicula* Walton. A, Queue du mâle, vue ventrale; B, Queue du mâle, vue latérale. D'après WALTON, 1942.

E. — GENRE *ALAEURIS* THAPAR 1925 (= *PSEUDOALAEURIS* WALTON 1942)

Espèce-type : **Alaeuris numidica** (Seurat 1918)

Le genre *Alaeuris* est un vaste genre qui groupe des parasites d'Iguanidés et de Tortues terrestres. Chez les Tortues, il est principalement représenté dans les régions insulaires ou australes; en effet, sur les 10 espèces ou sous-espèces connues, une seule se rencontre chez les Tortues paléarctiques, alors qu'il en existe 3 chez les Tortues malgaches, 3 chez les Tortues sud-africaines et 3 chez les Tortues des Galapagos.

Le genre est caractérisé principalement par l'aspect de l'extrémité caudale du mâle : elle est munie d'ailes caudales, indépendantes des papilles, qui laissent libre une pointe terminale plus ou moins longue; les papilles caudales sont situées en position ventrale à la base de cette pointe.

1. **Alaeuris numidica** (Seurat 1918)

Cette espèce possède 2 sous-espèces vicariantes, l'une paléarctique, l'autre malgache.

a) *Alaeuris numidica numidica* (Seurat 1918) (fig. 28)

Syn. : *Thelandros numidicus* Seurat 1918; *Alaeuris alaeuris* Thapar 1925; *Alaeuris forcipiformis* Forstner 1960.

Source : MNHN, Paris

Seurat décrit en 1918 sous le nom de *Thelandros numidicus* une espèce parasite de la « Tortue maurétanique », en Tunisie et en Algérie; Thapar en 1925 décrit une nouvelle espèce, *Alaeuris alaeuris*, pour laquelle il crée le genre *Alaeuris*, chez une *Testudo ibera* de provenance non précisée. Or, à part la présence « d'ailes latérales » sur l'extrémité postérieure du mâle dans la description de Thapar, caractère sans valeur spécifique (voir p. 72), aucun élément important ne permet de différencier *Alaeuris alaeuris* de *Thelandros numidicus*. Il s'agit donc probablement de la même espèce. Cependant, la provenance des *Testudo ibera* de Thapar n'étant pas précisée, les hôtes des 2 espèces proviennent peut-être de régions différentes et nous avons rencontré parfois dans ces conditions des cas de vicariance. Nous considérons donc les deux noms comme synonymes ou constituant tout au plus 2 sous-espèces : *Alaeuris numidica numidica* (Seurat) et *Alaeuris numidica alaeuris* (Thapar).

Nous considérons également l'*Alaeuris forcipiformis* décrit par Forstner en 1960 chez des Tortues paléarctiques d'origine inconnue tout au plus comme une sous-espèce de *Alaeuris numidica*; la description de Forstner diffère en effet extrêmement peu des descriptions précédentes, si ce n'est que la pointe terminale de la queue du mâle est nettement plus longue sur les figures de Forstner que sur les figures de Thapar et sur les nôtres.

Nous avons nous-même trouvé cette espece chez une *Testudo graeca zarudnyi* d'Iran (47 Q), 2 *Testudo horsfieldii* (62 Q et 63 Q) et 2 *Testudo graeca graeca* marocaines (31 Q et 32 Q).

Nous donnons la description des spécimens trouvés chez la *Testudo graeca graeca* 31 Q marocaine; ils correspondent donc vraisemblablement à la sous-espèce *Alaeuris numidica numidica* nord-africaine de Seurat.

Description :

Espèce de grande taille (femelles d'environ 6 mm, mâles de 3 à 5 mm), à corps robuste, à œsophage long et mince. Il existe un dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale.

Femelle : bouche triangulaire avec le côté dorsal plus petit que les côtés latéro-ventraux; 3 lèvres transparentes légèrement échancrées en leur milieu chez certains spécimens; 2 amphides latérales et 4 petites papilles submédianes périphériques, cycle interne de 6 papilles, 2 par lèvre; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 grosses dents dressées.

Appareil génital du type habituel.

La queue est très courte, 150 à 200 µ, et son extrémité est émoussée.

Principales mensurations d'une femelle longue de 5,7 mm : largeur maximum : 400 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 300 µ, 2,2 mm et 3,9 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 2,25 mm; longueur de la queue : 150 µ; dimensions des œufs : 120 µ/70 µ.

Mâle : bouche hexagonale munie de 6 lèvres transparentes; la section de la cavité buccale en profondeur est triangulaire, avec un petit côté dorsal et 2 grands côtés latéro-ventraux, comme la bouche des femelles; 2 amphides latérales et 4 petites papilles submédianes périphériques; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses.

Extrémité antérieure de l'œsophage ornée de 3 dents dressées.

Queue arquée à concavité ventrale; elle se termine en une courte pointe conique de 10 µ; les papilles caudales sont situées à 30 µ de l'extrémité, et les phasmides sont immédiatement en avant; les ailes caudales sont très larges et semi-lunaires, leur largeur maximum atteint 30 µ; 3 paires de papilles au niveau du cloaque.

Spicule aciculaire et gubernaculum en V.

Source : MNHN, Paris

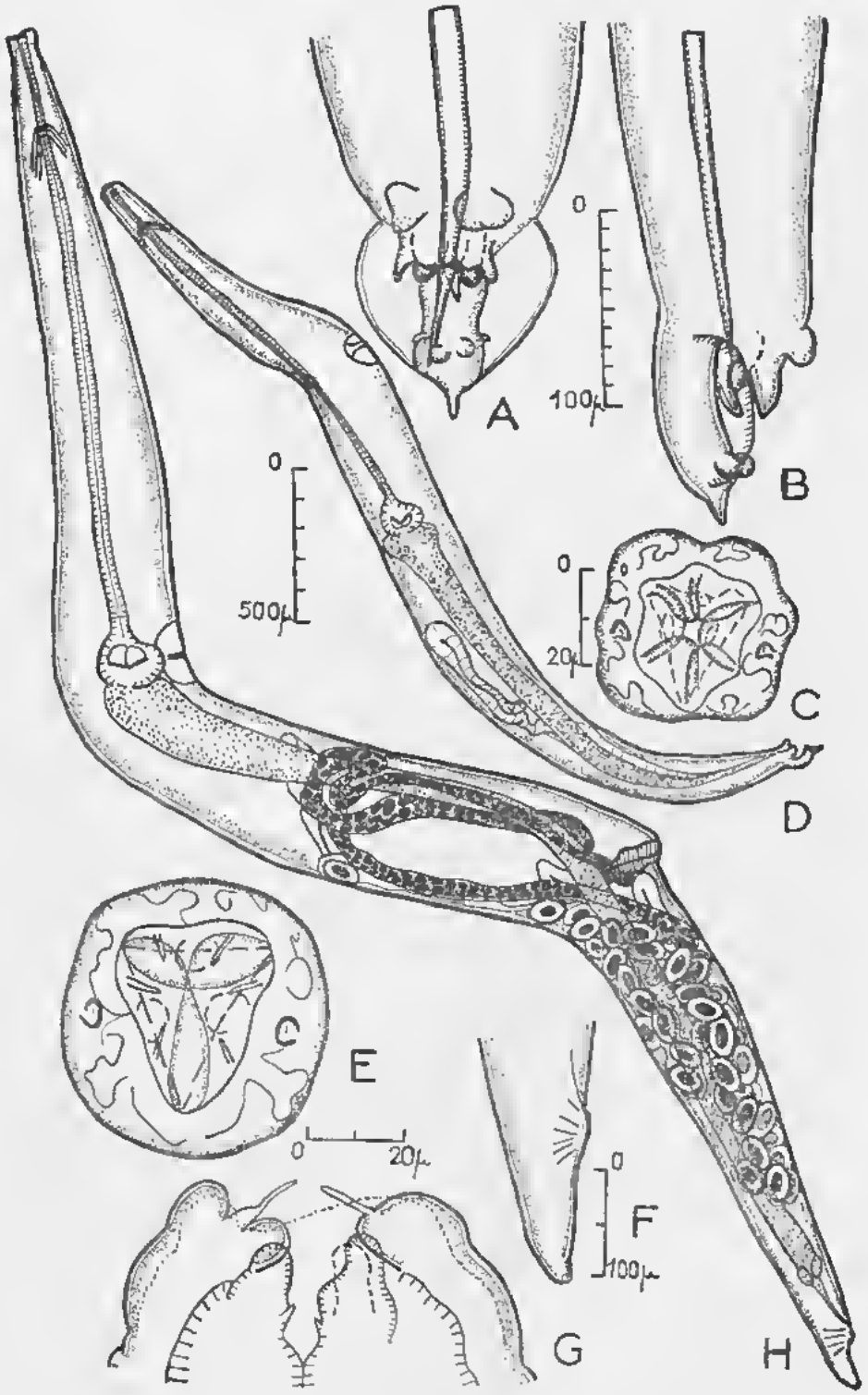


FIG. 28. — *Alaeuris numidica numidica* Seurat. A, Extrémité postérieure du mâle, vue ventrale; B, Extrémité postérieure du mâle, vue latérale; C, Mâle, vue apicale (la section de la cavité buccale en profondeur est représentée en tirets); D, Mâle, vue latérale; E, Femelle, vue apicale (la section de la cavité buccale en profondeur est représentée en tirets); F, Femelle, queue, vue latérale; G, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale, coupe optique (l'amphide ainsi que les contours de la tête en surface sont représentés en tirets); H, Femelle, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

Nous donnons les principales mensurations de deux mâles :

longueur totale	3,1 mm	4,7 mm
largeur maximum	260 µ	300 µ
dist. à extrémité ant. de l'anneau nerv.	200 µ	200 µ
dist. à extrémité ant. du pore exer.	1 mm	1,8 mm
longueur de l'œsophage	1,57 mm	1,65 mm
longueur de la queue	80 µ	90 µ
longueur du spicule	180 µ	180 µ

Sur certains spécimens, la cuticule de la région postérieure en avant du cloaque est décollée, formant une vésicule qui s'étend sur 180 µ environ.

Seurat ne fait aucune mention de cette vésicule dans sa description; Thapar au contraire la décrit comme des ailes latérales situées à l'extrémité postérieure du mâle, et signale ces ailes latérales dans la diagnose du genre *Alaeuris* (1); nous avons constaté pour notre part qu'elle n'existait pas chez tous les individus examinés et elle ne peut donc être prise comme caractère spécifique.

b) *Alaeuris numidica madagascariensis* n. s. sp. (fig. 29)

Nous avons trouvé chez les Tortues malgaches une forme extrêmement voisine de la précédente, constituant un cas de vicariance à l'échelon subspécifique.

La sous-espèce a été trouvée chez toutes les *Pyxis arachnoïdes* et *Testudo radiata* que nous avons autopsiées. Le matériel-type provient de la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q.

Description :

Nous insisterons dans la description sur les caractères qui l'opposent à la sous-espèce précédente :

La bouche présente, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, la même forme que dans l'espèce précédente : femelle à bouche triangulaire avec un côté dorsal plus petit que les côtés latéro-ventraux, mâle à bouche hexagonale; les papilles submédianes sont dans les 2 sexes beaucoup plus volumineuses, ce qui donne à l'extrémité apicale un aspect un peu différent.

Chez la femelle, la vulve est surplombée par un repli semi-lunaire très développé, que nous n'avons pas observé dans la forme précédente; la queue, également courte, est plus pointue que dans la forme précédente.

Chez le mâle, la queue présente la même forme et possède les mêmes ailes caudales semi-lunaires; elle est plus courte que dans la forme précédente; sur tous les spécimens examinés, la cuticule était détachée du corps dans la région postérieure en avant du cloaque pour former une vésicule globuleuse; le principal caractère différentiel réside dans la taille du spicule, qui est beaucoup plus court que dans la forme précédente.

Principales mensurations d'une femelle longue de 5,2 mm : largeur maximum : 500 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 250 µ, 1,8 mm et 3,5 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,65 mm; longueur de la queue : 150 µ; dimensions des œufs : 140 µ sur 60 µ.

Principales mensurations d'un mâle long de 3,8 mm : largeur maximum : 300 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 1,4 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,35 mm; longueur de la queue : 60 µ; longueur du spicule : 80 µ.

La longueur des queues varie légèrement suivant la tortue-hôte : elles sont nettement plus longues sur les spécimens trouvés chez la *Pyxis arachnoïdes* 103 Q et les *Testudo radiata* 101 Q et 95 Q; ainsi, chez la *Testudo radiata* 95 Q, la queue des femelles mesure 250 µ et la queue des mâles 90 µ, la différence de taille chez ces derniers étant due à l'étirement de la pointe terminale (qui mesure 35 µ au lieu de 15 µ).

---

(1) Ceci a entraîné une certaine confusion dans la classification; Walton (1942) a en effet oppose le genre *Alaeuris* au genre *Pseudoalaeuris* par la présence d'ailes latérales chez le premier, alors que l'espèce-type du genre, *Alaeuris alaeuris*, n'en possède pas.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

L'identité des structures apicales, jointe à l'aspect semblable de la queue du mâle, indiquent qu'il existe entre la forme paléarctique et la forme malgache un lien phylogénique étroit et non un simple rapport de convergence.

Les quelques différences énumérées ci-dessus, principalement dans la taille du spicule, justifient la création d'une sous-espèce nouvelle pour la forme malgache : *Alaeuris numidica madagascariensis.*

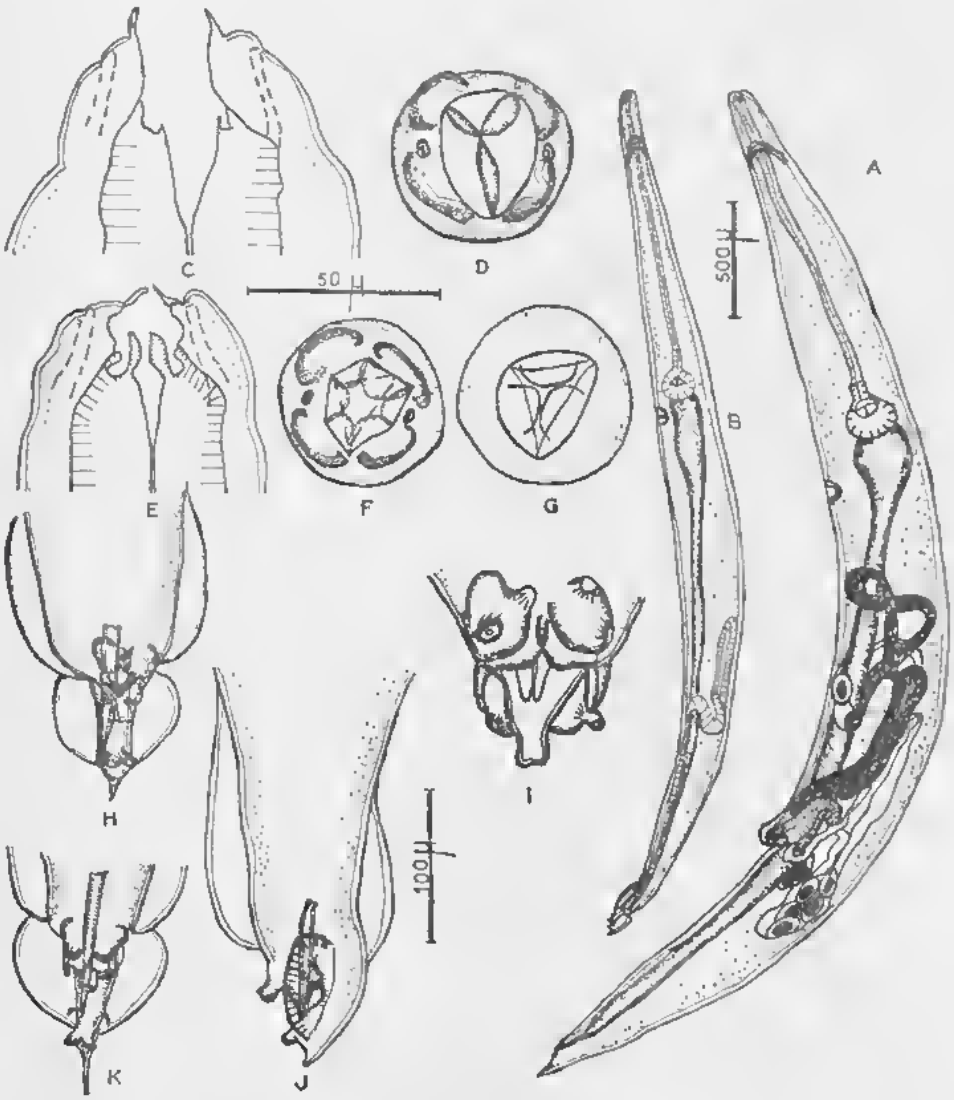


FIG. 29. — *Alaeuris numidica madagascariensis* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Mâle, vue latérale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue médiane; D, Femelle, vue apicale superficielle; E, Mâle, extrémité antérieure, vue médiane; F, Mâle, vue apicale superficielle; G, Mâle, vue apicale profonde; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; I, Mâle, région cloacale, vue ventrale; J, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; K, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale, spécimen trouvé chez la *Testudo radiata* 101 Q.

A, B : échelle : 500 µ; C, D, E, F, G, I : échelle : 50 µ; H, K, J : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

2. Alaeuris dupuisi n. sp. (fig. 30)

Nous avons trouvé cette espèce chez toutes les *Pyxis arachnoïdes* et *Testudo radiata* que nous avons autopsiées. La description correspond aux spécimens de la *Pyxis* 82 Q.

Description :

Espèce de petite taille (femelles d'environ 3 mm, mâles de 2 mm à 2,5 mm), à œsophage long et mince et à queue peu effilée.

Il existe un dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale, limité à la bouche; on trouve en effet dans les 2 sexes 2 amphides latérales et un cercle de 8 papilles qui forment 8 mamelons arrondis encadrant la bouche, mais chez la femelle, la bouche est triangulaire, avec 3 lèvres transparentes à bord libre échancré, tandis que chez le mâle elle est hexagonale et munie de 6 lèvres transparentes.

L'extrémité antérieure de l'œsophage est munie dans les 2 sexes de 3 petites dents.

Femelle : la vulve, légèrement postérieure au milieu du corps, est surplombée par un repli semi-lunaire; l'appareil génital est du type habituel.

La queue est de longueur moyenne et peu effilée.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,1 mm : largeur maximum : 300 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve respectivement à 250 µ, 900 µ et 1,7 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 800 µ; longueur de la queue : 210 µ; dimensions des œufs : 100 µ sur 60 µ.

Les femelles trouvées chez la *Testudo radiata* 101 Q sont légèrement plus longues : 3,6 mm en moyenne avec une queue de 350 µ.

Mâle : la queue est munie d'ailes caudales étroites et se termine en une pointe assez longue (60 µ); les papilles caudales sont fusionnées en une grosse papille double; les phasmides sont situées à 30 µ en avant; 3 paires de papilles au niveau du cloaque; spicule aciculaire et gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 2,4 mm : largeur maximum : 200 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 150 µ et 900 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 700 µ; longueur de la queue : 110 µ; longueur du spicule : 95 µ.

Discussion :

Par les caractères de la queue du mâle, l'espèce appartient au genre *Alaeuris*; elle se distingue immédiatement de l'espèce précédente, *Alaeuris numidica*, par ses ailes caudales beaucoup moins larges et sa pointe caudale terminale beaucoup plus longue; elle est proche par sa taille et son aspect général de *Alaeuris quadrilabiata* décrite ci-dessous, mais s'en distingue immédiatement par l'absence de pharynx différencié, l'œsophage plus court et la queue plus longue dans les deux sexes.

3. Alaeuris quadrilabiata (Ortlepp 1933)

Cette espèce possède deux sous-espèces vicariantes, l'une sud-africaine, l'autre malgache; elle est caractérisée par l'existence dans les deux sexes d'un pharynx de structure complexe et par une structure apicale tout à fait particulière chez la femelle.

a) *Alaeuris quadrilabiata quadrilabiata* (Ortlepp 1933) (fig. 31, 32).

Syn. : *Tachygonetria quadrilabiata* Ortlepp 1933; *Pseudoalaeuris quadrilabiata* Walton 1942.

L'espèce est parasite de *Testudo tentoria verreauxi* en Afrique du Sud.

Pour la description générale de l'espèce, nous renvoyons au travail d'Ortlepp; nous donnons simplement une description des structures apicales. Les vues apicales ont été étudiées sur des spécimens récoltés chez une « *Testudo verreauxi* (collection R. J. Ortlepp Z. 203) ».

Source : MNHN, Paris

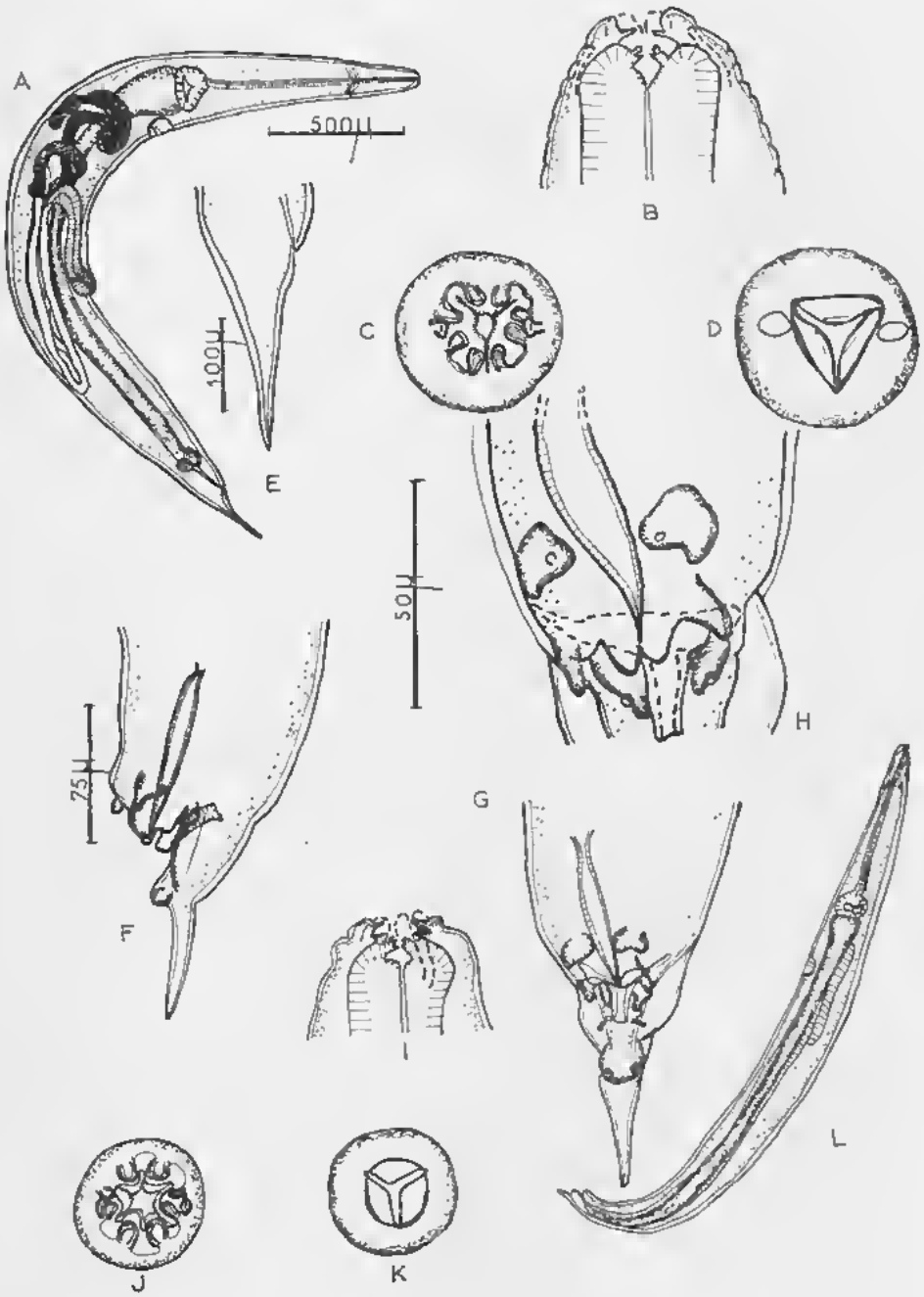


FIG. 30. — *Alaeuris dupuisi* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue médiane (les papilles submédianes et les amphides sont indiquées en tirets); C, Femelle, vue apicale superficielle; D, Femelle, vue apicale profonde; E, Femelle, queue, vue latérale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Mâle, région cloacale, vue ventrale (le gubernaculum vu en profondeur est indiqué en tirets); I, Mâle, extrémité antérieure, vue latérale (les papilles submédianes et les amphides superficielles sont indiquées en tirets); J, Mâle, vue apicale superficielle; K, Mâle, vue apicale profonde; L, Mâle, vue latérale.

A, L : échelle : 500 µ; B, C, D, H, I, J, K : échelle : 50 µ; E : échelle : 100 µ; F, G : échelle : 75 µ.

Source : MNHN, Paris

Femelle : la bouche, munie de 3 lèvres transparentes, présente du côté ventral une profonde échancrure qui s'étend sur la face ventrale du corps, de sorte que les lèvres ventro-latérales qui bordent cette échancrure ne se joignent pas l'une à l'autre en vue apicale; la lèvre dorsale est profondément incisée en son milieu; on observe 2 amphides et 4 grosses papilles submédianes.

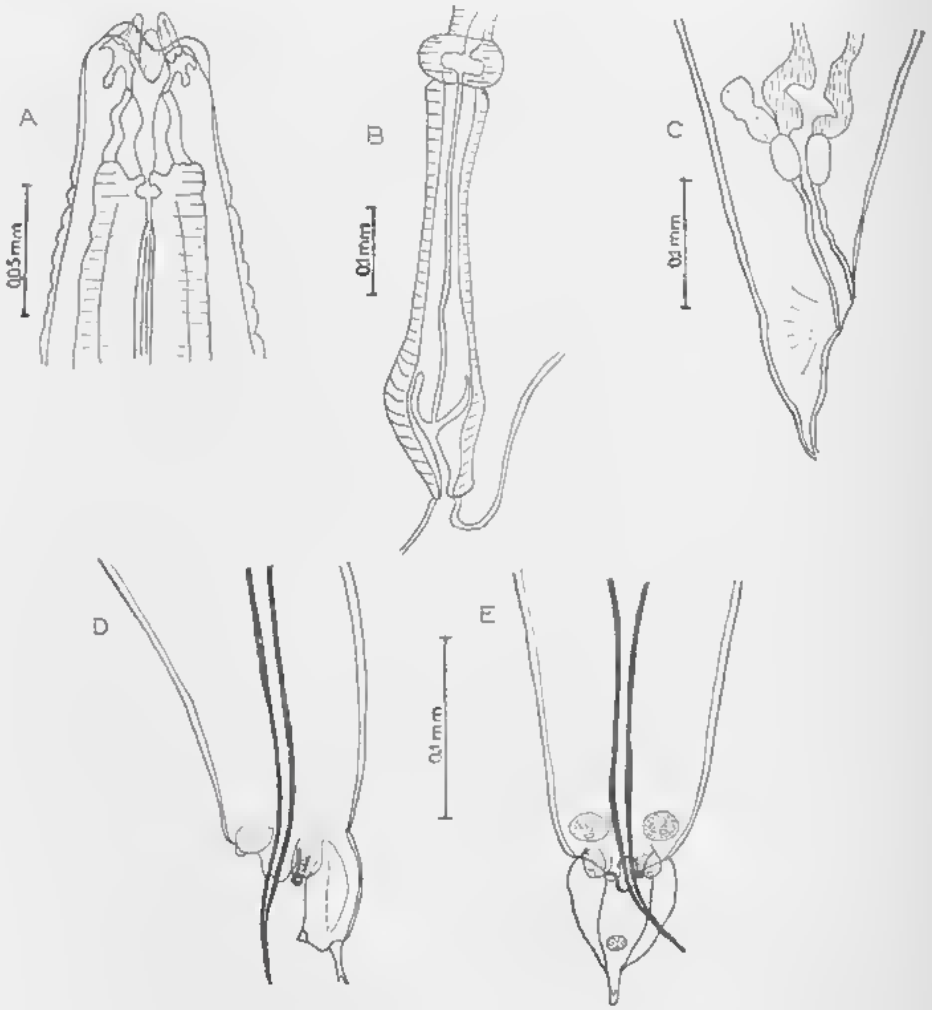


FIG. 31. — *Alaeuris quadrilabiata quadrilabiata* (Ortlepp). A, Extrémité céphalique; B, Vulve et vagin; C, Extrémité postérieure de la femelle. D, Extrémité postérieure du mâle, vue latérale; E, Extrémité postérieure du mâle, vue ventrale; D'après ORTLEPP, 1933.

Mâle : On ne trouve pas chez le mâle la profonde échancrure ventrale observée sur la bouche de la femelle; il existe seulement une légère modification de la symétrie triradiée : la bouche est losangique, avec les côtés latéro-ventraux plus grands que les côtés latéro-dorsaux; elle est munie de 6 lèvres transparentes; 2 amphides, 4 grosses papilles submédianes et un cycle interne de 6 papilles.

Notons que sur les spécimens que nous avons examinés, les mâles sont pourvus d'étroites ailes latérales, qui ne sont pas signalées dans la description d'ORTLEPP.

Source : MNHN, Paris

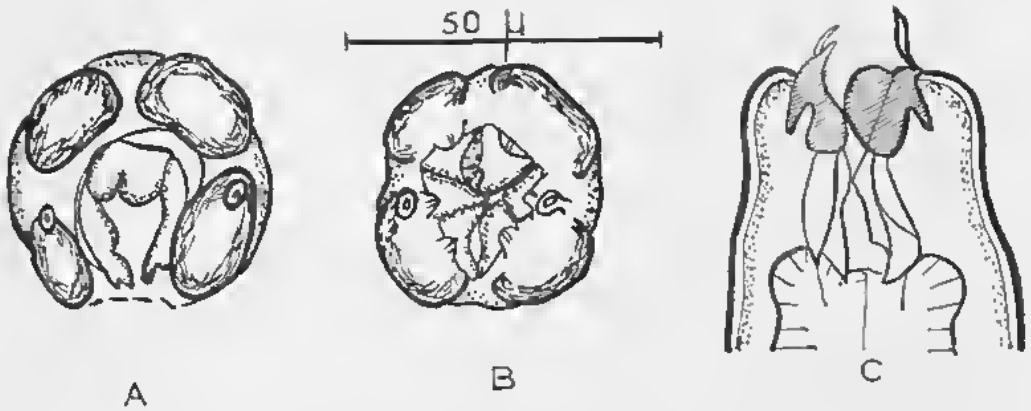


FIG. 32 : *Alaeuris quadrilabiata quadrilabiata* (Ortlepp). A, Femelle, vue apicale ; B, Mâle, vue apicale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale.

b) *Alaeuris quadrilabiata insularis* n. s. sp. (fig. 33)

Nous avons trouvé chez les Tortues malgaches une forme qui montre une parenté étroite avec la précédente à la fois par sa structure pharyngienne et sa structure apicale.

L'espèce a été trouvée chez toutes les *Pyxis arachnoïdes* et *Testudo radiata* que nous avons autopsiées.

Les spécimens types ont été récoltés chez la *Pyxis arachnoïdes* 1 000 F :

Description :

Espèce de petite taille (femelles d'environ 3 mm, mâles de 2 mm à 2,5 mm) à œsophage très long et mince et à queue très courte, munie d'ailes latérales qui débutent assez loin de l'extrémité antérieure et se terminent bien en avant de l'anus. Il existe un dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale.

Le pharynx possède la même structure dans les 2 sexes; il comprend 3 étages différents : l'étage supérieur a une paroi fortement chitinoïde et divisée postérieurement en 2 racines : une racine interne qui repose sur l'étage moyen et une racine externe qui s'enfonce dans le parenchyme; l'étage moyen a une paroi moins fortement chitinoïde et qui s'épaissit vers le bas; l'étage inférieur est intra-œsophagien et présente une dent ventrale et 2 dents latéro-dorsales sur un même niveau et une dent dorsale plus profonde.

Femelle : la structure apicale est semblable à celle de la forme précédente : bouche munie de 3 lèvres transparentes, présentant une profonde échancrure qui s'étend sur la face ventrale du corps; 2 amphides et 4 grosses papilles submédianes.

Vulve située dans le tiers postérieur du corps, surplombée par un repli semi-lunaire de la paroi; appareil génital du type habituel.

Queue courte et pointue.

Principales mensurations d'une femelle longue de 2,9 mm; largeur maximum : 300 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,1 mm et 2,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,1 mm; longueur de la queue : 100 µ; dimensions des œufs : 120 µ sur 60 µ; les ailes latérales, larges de 10 µ, débutent à 600 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 430 µ de l'extrémité caudale.

Mâle : la bouche du mâle est munie de 6 lèvres transparentes égales, et présente une symétrie triradiée parfaite; elle est donc d'une structure légèrement moins évolnée que celle du mâle de la forme africaine; elle possède 2 amphides et 4 grosses papilles submédianes.

Source : MNHN, Paris

La queue possède des ailes caudales étroites et une pointe terminale de 35 µ; les 2 papilles caudales sont fusionnées en une grosse papille double; les phasmides sont situées légèrement en avant; 3 paires de papilles au niveau du cloaque; spicule acieulaire et gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 1,95 mm; largeur maximum : 130 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 770 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 770 µ; longueur de la queue : 70 µ; longueur du spicule : 90 µ; les ailes latérales débutent à 350 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 250 µ de l'extrémité caudale.

Les femelles trouvées chez la *Testudo radiata* 101 Q sont légèrement plus longues : 3,5 mm avec une queue de 150 µ.

Les spécimens récoltés chez la *Pyxis arachnoides* 82 Q ne possèdent pas d'ailes latérales, mais seulement un léger épaississement de la cuticule le long des lignes latérales.

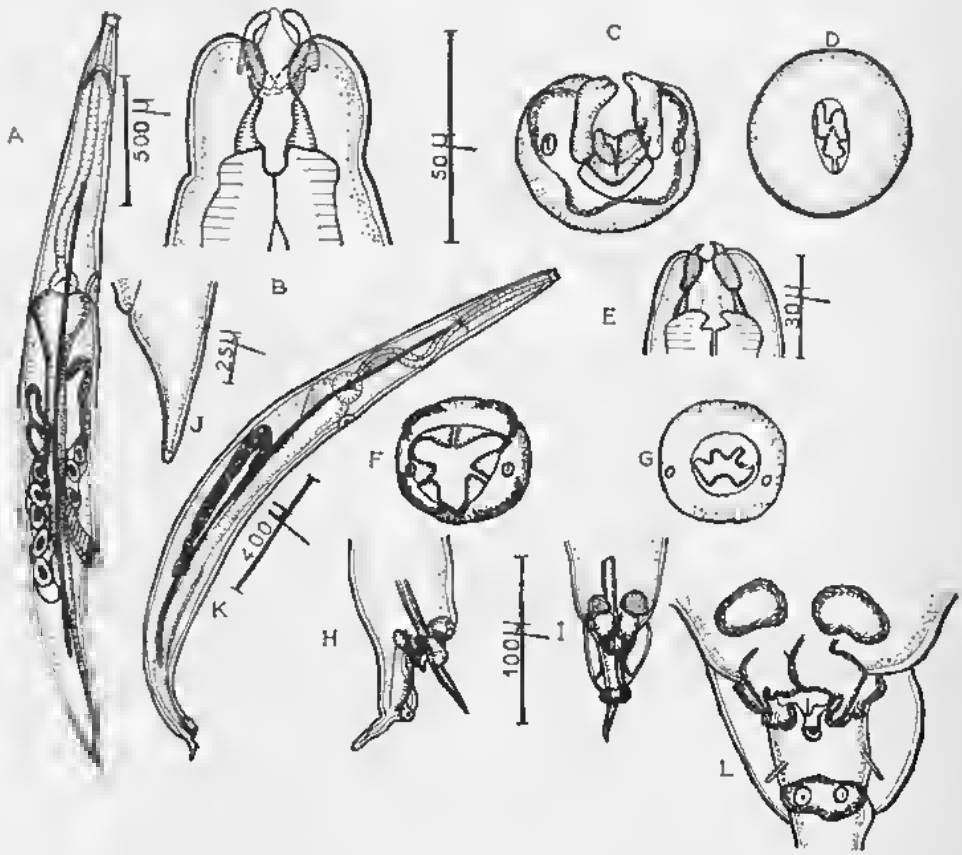


Fig. 33. — *Alaeuris quadrilabiata insularis* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue ventrale (le contour des lèvres latéro-ventrales en surface est indiqué en tirets, la lèvre dorsale profonde est indiquée en trait fin); C, Femelle, vue apicale superficielle; D, Femelle, vue apicale profonde au niveau du 3e étage pharyngien, montrant la dent ventrale et les 2 dents latéro-dorsales, et la dent dorsale plus profonde indiquée en tirets (les figures C et D sont orientées la face ventrale vers le haut de la figure); E, Mâle, extrémité antérieure, vue ventrale; F, Mâle, vue apicale superficielle; G, Mâle, vue apicale profonde; H, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; I, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale. J, Femelle, queue, vue latérale; K, Mâle, vue latérale; L, Mâle, région cloacale, vue ventrale;

A : échelle : 500 µ; B, C, D, F, G, L : échelle : 50 µ; E : échelle : 30 µ; H; I; échelle : 100 µ; J : échelle : 25 µ; K : échelle : 400 µ.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

Cette forme est extrêmement voisine de la forme africaine; il existe cependant quelques caractères qui les différencient : la pointe caudale terminale du mâle est plus longue chez notre espèce (35 µ au lieu de 20 µ) et surtout le spicule est beaucoup plus court (100 µ au lieu de 215 µ); de plus, la structure apicale du mâle est légèrement plus évoluée chez la forme africaine. Ces différences justifient la création d'une sous-espèce pour la forme malgache : *Alaeuris quadrilabiata insularis.*

4. **Alaeuris poweri** (Ortlepp 1933) (fig. 34, 35)

Syn. : *Tachygonetria poweri* Ortlepp 1933; *Pseudoalaeuris poweri* Walton 1942.

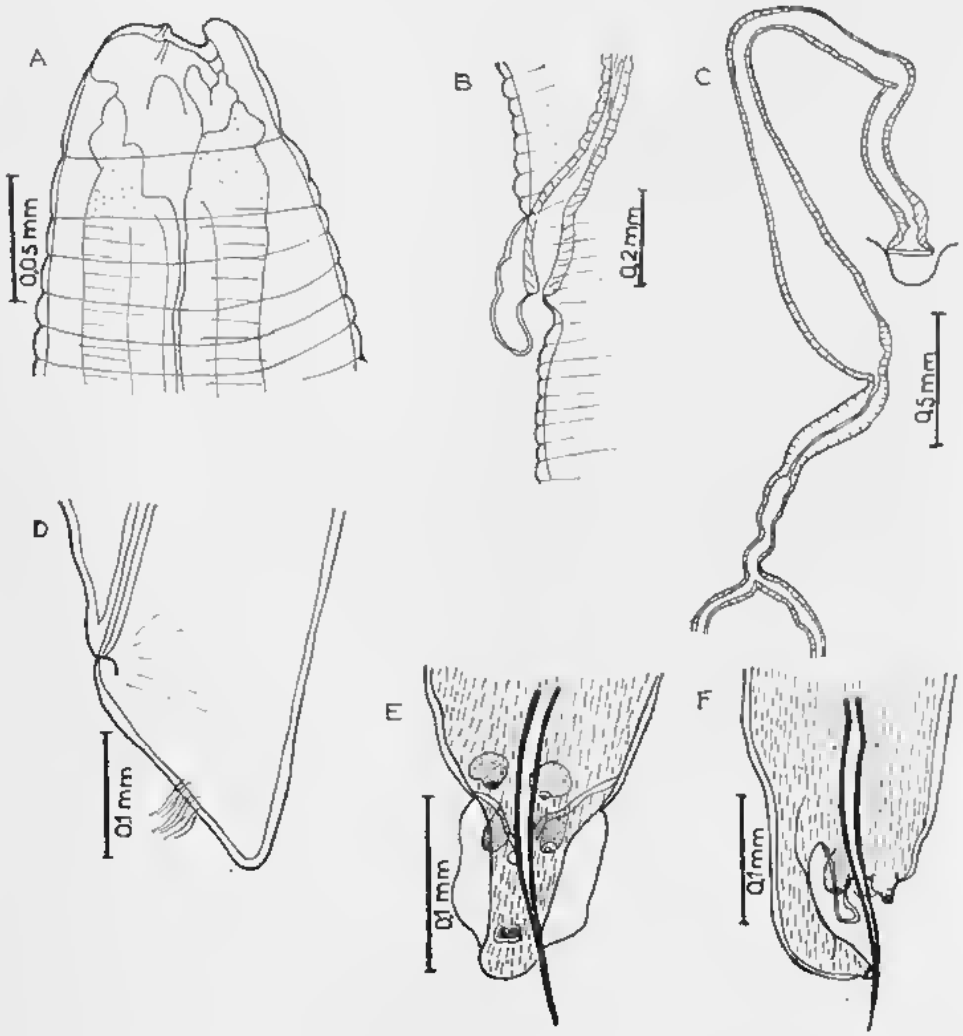


Fig. 34. — *Alaeuris poweri* (Ortlepp). A, Extrémité céphalique; B, Vulve et vagin; C, Appareil génital femelle; D, Queue de la femelle; E, Extrémité postérieure du mâle, vue ventrale; F, Extrémité postérieure d mâle, vue latérale. D'après Ortlepp, 1933.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce est parasite de *Testudo tentoria verreauxi* en Afrique du Sud.

Nous donnons une description des structures apicales; elles ont été étudiées sur des spécimens récoltés chez une « *Testudo verreauxi* collection Ortlepp Z. 203 ».

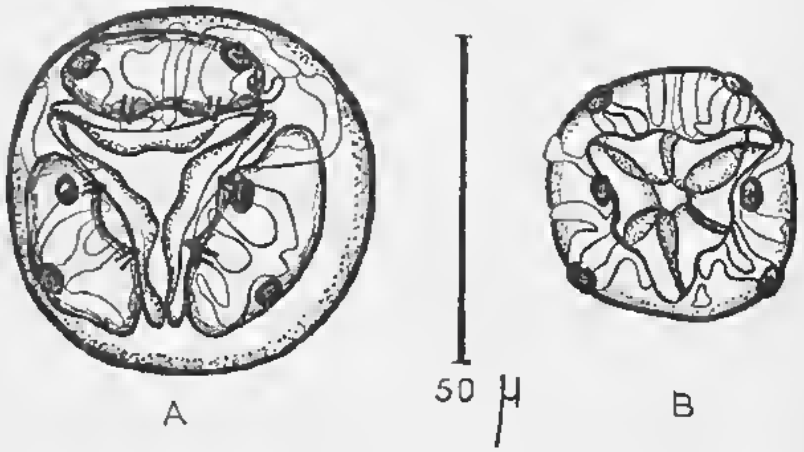


Fig. 35. — *Alaeuris poweri* (Ortlepp). A, Femelle, vue apicale; B, Mâle, vue apicale.

Femelle : la bouche est munie de 3 grosses lèvres rappelant celles des Ascarides; la lèvre dorsale porte 2 papilles submédianes, chaque lèvre latéro-ventrale porte une papille submédiane et une amphide; il existe de plus un cycle interne de 6 papilles, 2 par lèvre; la surface apicale est ornée de cordons chitinoïdes sineux qui sont peut-être en rapport avec les papilles.

Mâle : la bouche est munie de 6 lèvres transparentes, de 2 amphides et de 4 papilles submédianes; on observe sur la surface apicale des cordons chitinoïdes analogues à ceux de la femelle.

Par l'absence chez le mâle de pointe caudale terminale, cette espèce est la plus évoluée des espèces du genre *Alaeuris*.

5. **Alaeuris conspicua** (Ortlepp 1933) (fig. 36, 37)

Cette espèce est parasite de *Testudo tentoria verreauxi* et de *Testudo pardalis* Bell en Afrique du Sud.

Nous donnons une description des structures apicales; elles ont été étudiées sur des spécimens récoltés chez une *Testudo pardalis* collection Ortlepp S. 1 441.

Dans les 2 sexes, la bouche est triangulaire, avec le côté dorsal plus petit que les côtés latéro-ventraux; chez la femelle, elle est munie de 3 lèvres transparentes, alors que chez le mâle, il en existe 6; on observe 2 amphides et 6 grosses papilles.

Source : MNHN, Paris

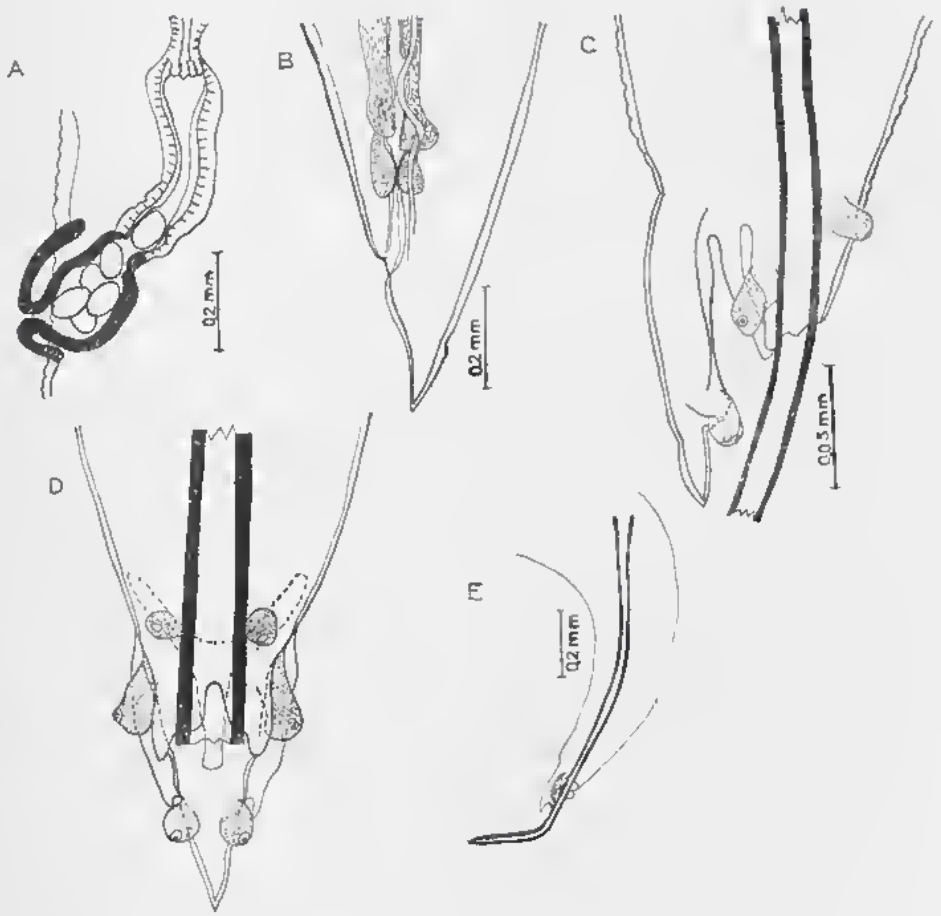


FIG. 36. — *Alaeuris conspicua* (Ortlepp). A, Vulve et vagin; B, Extrémité postérieure de la femelle; C, Extrémité postérieure du mâle, vue latérale; D, Extrémité postérieure du mâle, vue ventrale; E, Spicule *in situ*. D'après ORTLEPP, 1933.

FIG. 37. — *Alaeuris conspicua* (Ortlepp). A, Femelle, vue apicale; B, Mâle, vne apicale.

Source : MNHN, Paris

6. **Alaeuris macroptera** (Walton 1942) (fig. 38)

Syn. : *Pseudoalaeuris macroptera* Walton 1942.

Espèce parasite d'une Tortue des Galapagos (*Testudo elephantopus* Harlan ?) aux îles Galapagos.

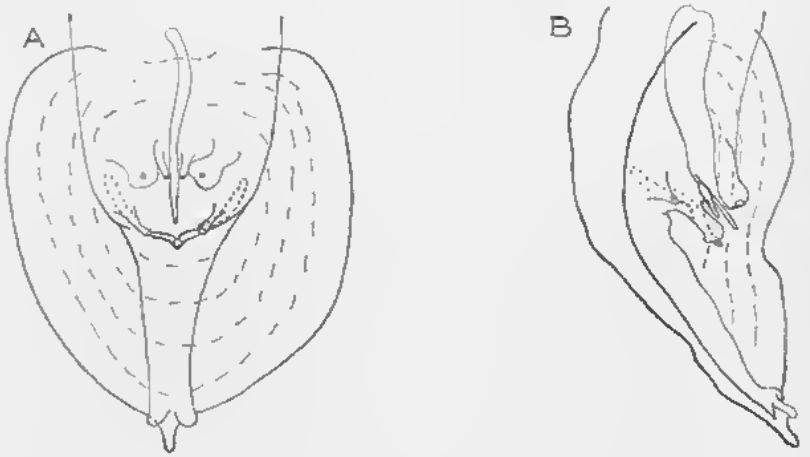


FIG. 38. — *Alaeuris macroptera* (Walton). A, Queue du mâle, vue ventrale; B, Queue du mâle, vue ventrale. D'après WALTON, 1942.

7. **Alaeuris auricularis** (Walton 1942) (fig. 39)

Syn. : *Pseudoalaeuris auricularis* Walton 1942.

Espèce parasite d'une Tortue des Galapagos (*Testudo elephantopus* Harlan ?) aux îles Galapagos.

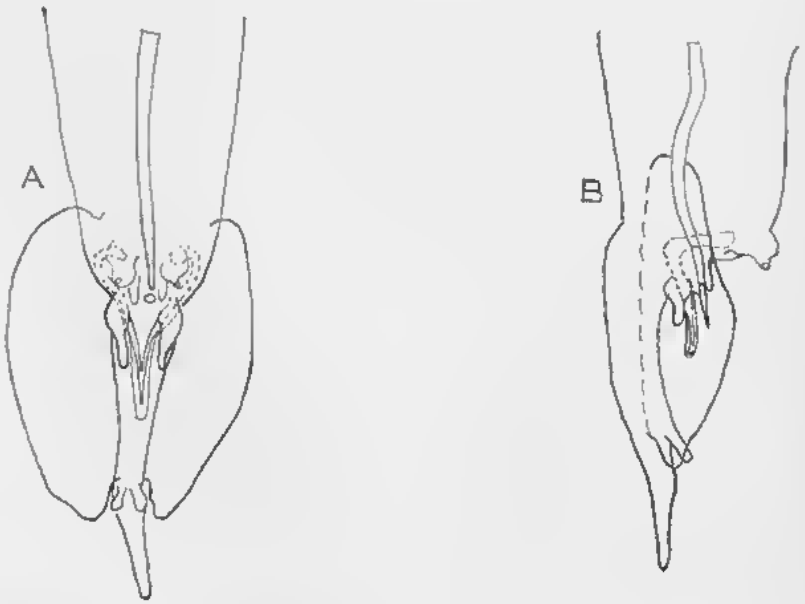


FIG. 39. — *Alaeuris auricularis* (Walton). A, Queue du mâle, vue ventrale; B, Queue du mâle, vue latérale. D'après WALTON, 1942.

Source : MNHN, Paris

8. **Alaeuris pharyngodentata** (Walton 1942) (fig. 40)

Syn. : *Pseudaalaeuris pharyngodentata* Walton 1912.

Espèce parasite d'une Tortue des Galapagos (*Testudo elephantapus* Harlan ?) aux îles Galapagos.

Nous voyons que l'on rencontre dans le genre *Alaeuris* 2 cas de vicariance à l'échelon sub-spécifique.

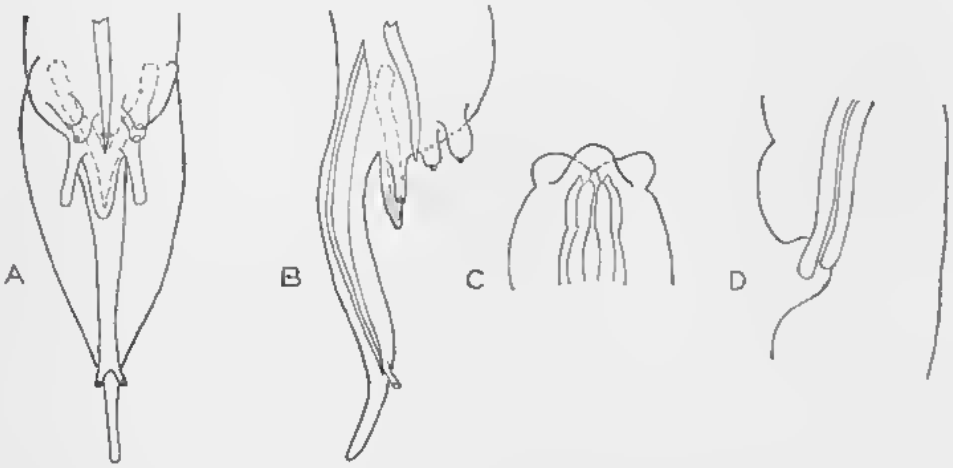


FIG. 40. — *Alaeuris pharyngodentata* (Walton). A, Queue du mâle, vue ventrale; B, Queue du mâle, vue latérale; C, Tête de la femelle, vue dorsale; D, Région vulvaire de la femelle, vue latérale. D'après WALTON 1942.

F. — GENRE *MEHDIELLA* SEURAT 1918

Espèce-type : **Mehdiella microstoma** (Drasche 1884)

Le genre *Mehdiella*, comme le genre suivant *Tachygonetria*, dont il est très proche, est un genre spécifique des *Testudinidae*; il comprend 7 espèces ou sous-espèces, dont 4 sont paléarctiques et 3 sont malgaches.

Il est caractérisé par l'aspect de la queue du mâle : celle-ci est dépourvue d'ailes caudales, les papilles caudales sont en position latérale, et la queue se prolonge au-delà de ces papilles en une pointe conique.

1. **Mehdiella cristata** n. sp. (fig. 41)

Nous avons rencontré l'espèce chez les *Pyxis arachnaïdes* 1 000 F, 82 Q, 102 Q et 103 Q, et chez la *Testuda radiata* 95 Q. La description correspond aux spécimens de la *Pyxis* 82 Q.

Description :

Espèce de taille moyenne (femelles d'environ 4 mm, mâles d'environ 3 mm), à œsophage long et mince, munie d'ailes latérales; la cuticule est détachée de l'épiderme dans la région antérieure, formant une série d'anneaux vésiculeux; le mâle est caractérisé par une tête séparée du corps par un « cou » très net et par l'existence sur la ligne médiane ventrale d'une rangée de crêtes cuticulaires. Il existe un dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale.

Source : MNHN, Paris

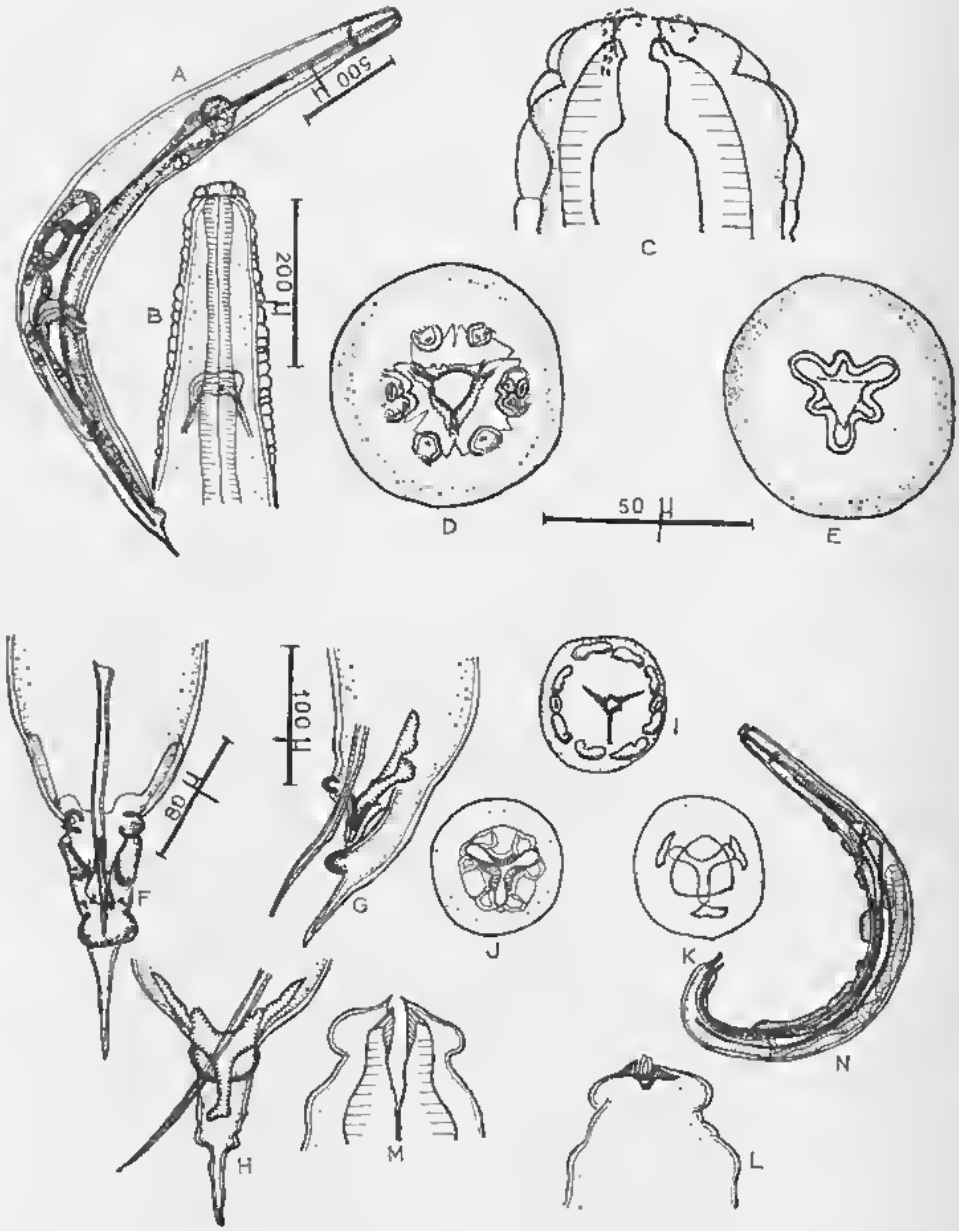


FIG. 41. — *Mehdiella cristata* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, portion antérieure, vue latérale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); D, Femelle, vue apicale superficicile; E, Femelle, vue apicale profonde (les traits en tirets représentent la section œsophagienne profonde); F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue dorsale; I, Mâle, vue apicale superficielle; J, K, Mâle, vues apicales profondes; L, Mâle, extrémité antérieure, vue superficielle; M, Mâle, extrémité antérieure, vue profonde; N, Mâle, vue latérale.

A, N : échelle : 500 µ; B : échelle : 200 µ; C, D, E, I, J, K, L, M : échelle : 50 µ; F : échelle : 80 µ; G, H : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

Femelle : Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes; les lèvres sont doublées intérieurement par une assise dont le bord est en dents de scie; 2 amphides en position latérale et 6 grosses papilles disposées en cercle, comprenant 4 papilles submédianes simples et 2 papilles doubles en position latérale, situées juste en avant des amphides (1).

La vulve, non saillante, est située à la jonction du tiers moyen et du tiers postérieur du corps; l'appareil génital est du type habituel.

La queue est courte et conique.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,7 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 250 µ, 1,4 mm et 2,3 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,1 mm; longueur de la queue : 275 µ; dimensions des œufs : 120 µ sur 50 µ.

La cuticule est très légèrement détachée de l'épiderme dans la région antérieure sur une longueur de 350 µ, ce qui correspond à environ 25 stries cuticulaires; les ailes latérales, larges de 20 µ, débutent à 625 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 200 µ de l'extrémité postérieure.

Mâle : Bouche limitée par 3 lèvres échancrées en leur milieu; 2 amphides latérales et 8 papilles contiguës disposées en cercle; chaque papille est de forme allongée en vue apicale et présente 2 mamelons inégaux. L'extrémité antérieure a un aspect tout à fait particulier : il existe en effet un étranglement très net qui sépare une « tête » en forme d'anneau du reste du corps.

L'extrémité antérieure de l'œsophage présente une armature chitinoïde de structure complexe.

On observe sur la ligne médiane ventrale du corps une rangée de lames cuticulaires de longueurs inégales, dressées perpendiculairement à la paroi.

Queue dorsale, dépourvue d'ailes caudales, portant à 60 µ de l'extrémité une paire de grosses papilles latérales; au-delà de ces papilles, la queue est réduite à une longue pointe effilée.

Au niveau du cloaque, se trouvent 2 grosses paires de papilles, la paire postérieure est de forme allongée et possède 2 terminaisons nerveuses; nous n'avons pu mettre en évidence de paire ad-anale; la lèvre supérieure du cloaque est échancrée par une longue fente médiane; la lèvre inférieure se prolonge en un cône génital très long, qui porte une petite paire de papilles à son extrémité.

Spicule simple, aciculaire. Gubernaculum en forme de Y : la branche postérieure, élargie à son extrémité, soutient le cône génital, les branches antérieures sont composées chacune de 2 rameaux, un dorsal large et court et un ventral long et étroit.

Principales mensurations d'un mâle long de 2,8 mm : largeur maximum : 200 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 860 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 800 µ; longueur de la queue : 120 µ; longueur du spicule : 170 µ. Dans la région antérieure, la cuticule est légèrement détachée de l'épiderme sur une longueur de 300 µ; les ailes latérales débutent à 350 µ de l'extrémité antérieure et se terminent à 320 µ de l'extrémité postérieure.

Discussion :

Par l'absence d'ailes caudales et la position latérale des papilles caudales, l'espèce se place dans le genre *Mehdiella*. Elle s'écarte des autres espèces du genre par la présence d'ailes latérales et surtout par la longueur du cône génital, qui la rapproche plutôt de certains *Thelandros*.

2. Mehdiella uncinata (Drasche 1884) (fig. 42, 43, 44)

Syn. : *Oxyuris uncinata* Drasche 1884; *Oxyuris inflata* Drasche 1884; *Oxyuris albanica* Stossich 1898; *Tachygonetria uncinata* (Drasche) Thapar 1925; *Tachygonetria inflatocervix* Akhtar 1937; *Mehdiella inflata* Forstner 1960.

(1) Dans toutes nos descriptions, nous appelons papilles, les mamelons de la surface apicale; dans certains cas, la papille est en réalité placée entre 2 mamelons.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce est signalée chez *Testudo graeca* (*Testudo graeca graeca* ou *Testudo graeca ibera*) par Drasche (1884), par Stossich (1898), par Seurat (1918), par Thapar (1925), par Rysavy (1958), par Forstner (1960), sous le nom de *Mehdiella inflata*, par Schad, Kuntz et Wells (1960) ; Rees (1935) et Dubinina (1949) la signalent chez *Testudo horsfieldii* et Baylis (1923) la signale chez *Testudo kleinmanni* (sous le nom de *Oxyuris albanica*).

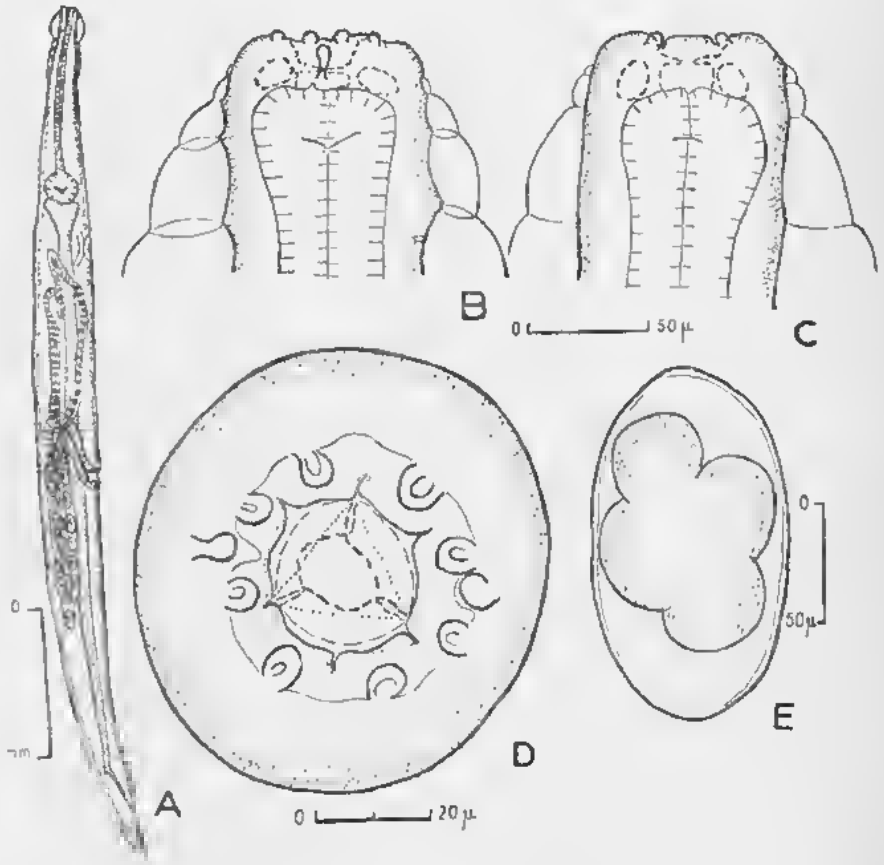


Fig. 42. — *Mehdiella uncinata* (Drasche), femelle. A, Vue latérale; B, Extrémité apicale, vue latérale; C, Extrémité apicale, vue médiane; D, Vue apicale; E, Œuf. D'après Petter, 1961.

Akhtar (1937) décrit chez une *Testudo ibera* de Kabul une espèce nouvelle : *Tachygonetria inflatocervix* qu'il différencie de *Mehdiella uncinata* par la forme et la longueur de la queue chez la femelle et la position des papilles caudales chez le mâle; ces différences ne nous semblent pas dépasser le cadre des variations géographiques dans une même espèce et nous plaçons l'espèce d'Akhtar en synonymie avec *Mehdiella uncinata*, ou constituant tout au plus une sous-espèce *Mehdiella uncinata inflatocervix*.

Source : MNHN, Paris

Nous avons nous-même trouvé l'espèce *Mehdiella uncinata* chez les *Testudo hermanni* romaines, les *Testudo graeca graeca* algériennes et marocaines, les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes et les *Testudo horsfieldii*.

Nous avons donné une description de l'espèce dans une note précédente (1961 *a*) et nous reproduisons simplement ici les planches de figures correspondantes; nous y ajoutons d'une part une vue apicale du mâle mettant en évidence l'existence de 6 lèvres transparentes que la figure précédente ne montrait pas et d'autre part une vue ventrale de la région cloacale montrant l'existence d'une membrane ventrale superficielle à bord déchiqueté pardessus la lèvre supérieure du cloaque bilobée.

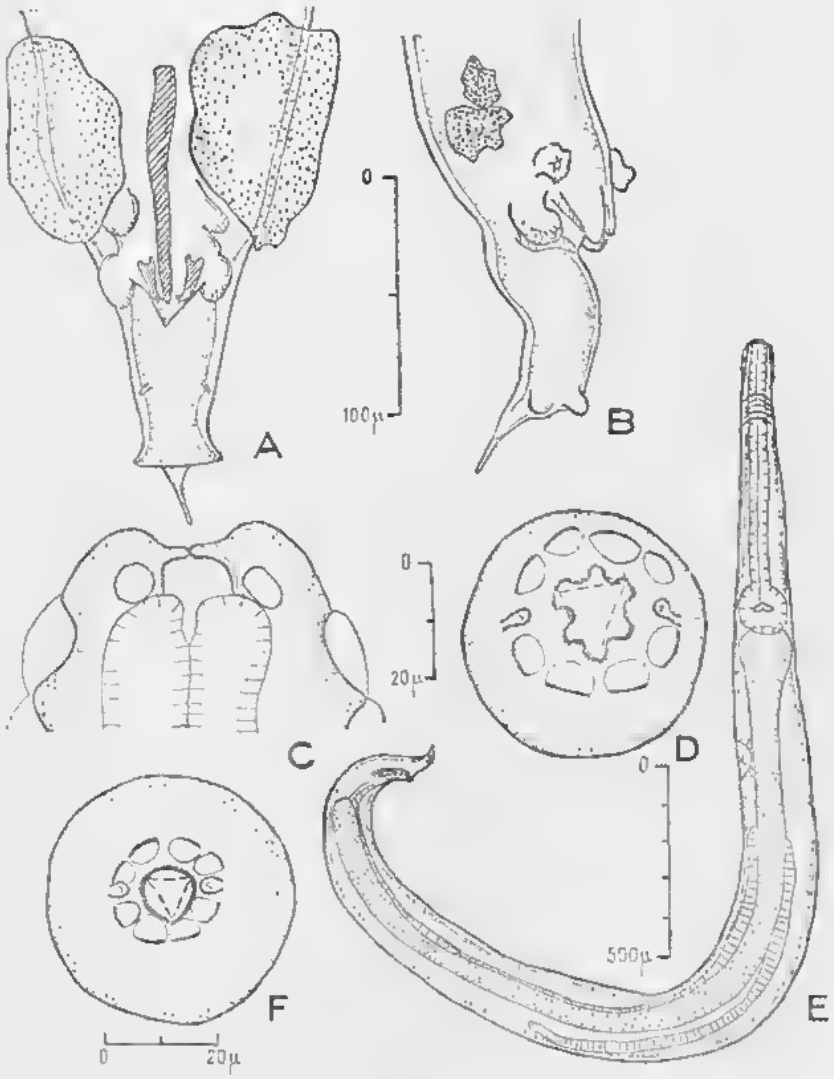


FIG. 43. — *Mehdiella uncinata* (Drasche). A, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; B, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; C, Mâle, extrémité apicale, vue latérale; D, Mâle, vue apicale; E, Mâle, vue latérale; F, Larve, vue apicale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

L'espèce *Mehdiella uncinata* nous paraît présenter certaines affinités avec *Mehdiella cristata* : les 2 espèces possèdent en effet une vésicule céphalique, largement développée chez la femelle de *Mehdiella uncinata*, alors qu'elle est peu apparente chez le mâle de *Mehdiella uncinata* et chez *Mehdiella cristata*; il existe de plus certaines affinités dans l'aspect de la queue des mâles des 2 espèces et enfin dans les vues apicales, aussi bien des mâles que des femelles : présence de 8 grosses papilles (ou 6 papilles dont 2 doubles) disposées sur un même cercle, et presque contiguës chez les mâles; il est donc possible que, malgré les caractères tout à fait originaux du mâle de *Mehdiella cristata*, il existe une parenté réelle entre les 2 espèces.

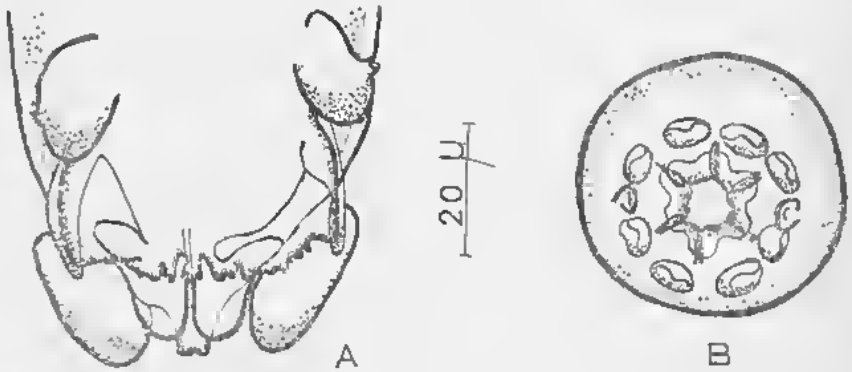


FIG. 44. — *Mehdiella uncinata* (Drasche). A, Vue ventrale de la région cloacale; B, Mâle, vue apicale.

3. **Mehdiella microstoma** (Drasche 1884) (fig. 45, 46, 47, A)

Syn. : *Oxyuris microstoma* Drasche 1884; *Tachygonetria microstoma* (Drasche) Thapar 1925, pro parte; *Macracis papillosa* Forstner 1960.

Cette espèce est signalée chez *Testudo graeca* (*Testudo graeca graeca* ou *Testudo graeca ibera*) par DRASCHE (1884), SEURAT (1918), THAPAR (1925), DYK et DYKOVA (1956), FORSTNER (1960), SCHAD, KUNTZ et WELLS (1960); BAYLIS (1923) la signale chez une *Testudo* sp. d'une collection égyptienne et AKHTAR (1937) chez une *Testudo* sp. de KABUL; elle est signalée chez *Testudo horsfieldii* par DUBININA (1949).

FORSTNER (1960) crée une nouvelle espèce, *Macracis papillosa* pour des femelles qu'il place dans le genre *Macracis* en raison de leur structure buccale à symétrie bilatérale; d'après la description et la photographie qu'il en donne, ces femelles correspondent à celles de *Mehdiella microstoma*, dont l'extrémité apicale, très modifiée, a pris une symétrie bilatérale; nous mettons donc *Macracis papillosa* en synonymie avec *Mehdiella microstoma*.

Nous avons nous-même trouvé l'espèce *Mehdiella microstoma* chez les *Testudo hermanni* romaines, les *Testudo graeca graeca* algériennes et marocaines, les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes et les *Testudo horsfieldii*.

Nous renvoyons pour la description à notre travail de 1961 *a*; nous reproduisons les planches de figures correspondantes et nous donnons une vue de la région cloacale montrant la membrane ventrale superficielle trilobée.

Source : MNHN, Paris

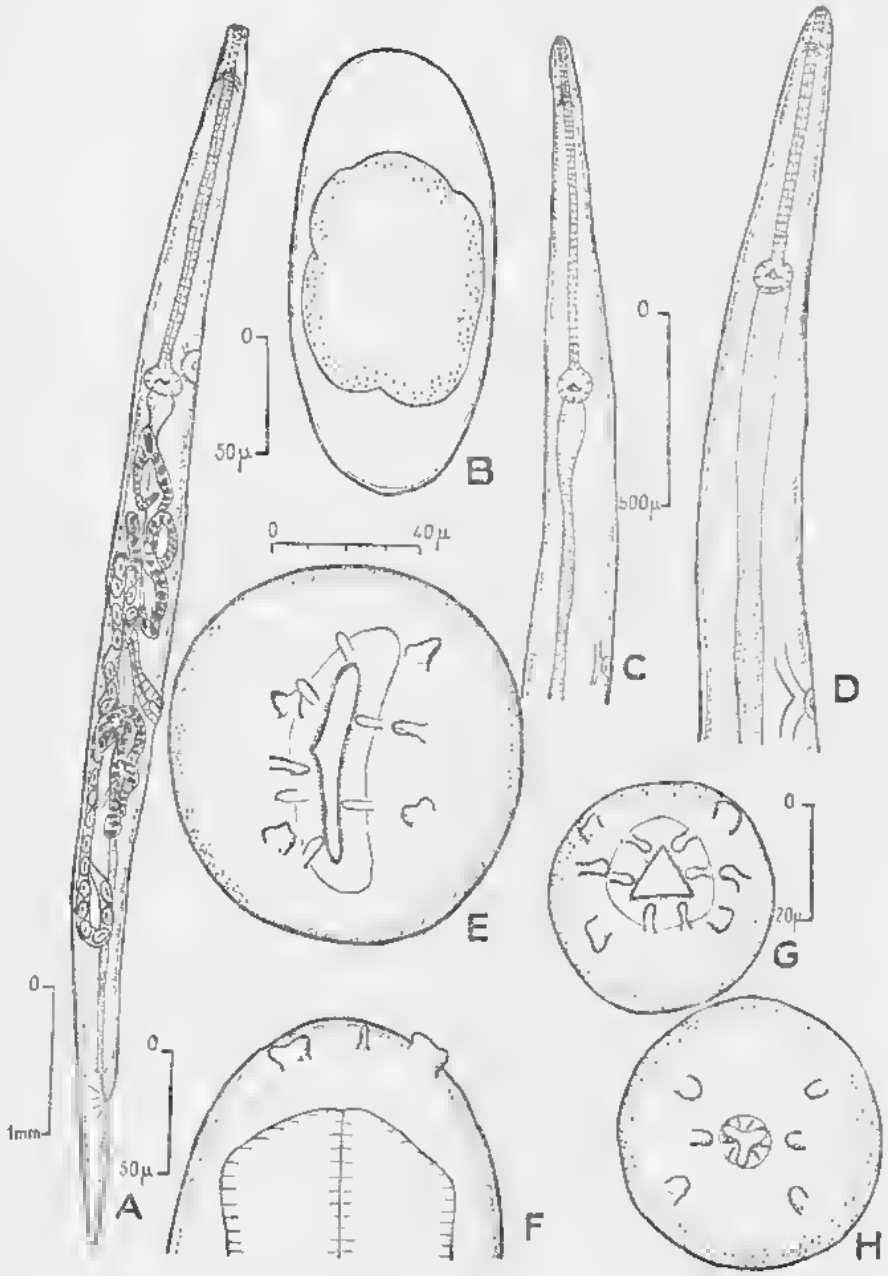


FIG. 45. — *Mehdiella microstoma* (Drasche). A, Femelle, vue latérale; B, Œuf; C, Mâle, extrémité antérieure, vue latérale; D, Larve, extrémité antérieure, vue latérale; E, Femelle, vue apicale; F, Femelle, extrémité apicale, vue latérale gauche; G, Mâle, vue apicale; H, Larve, vue apicale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

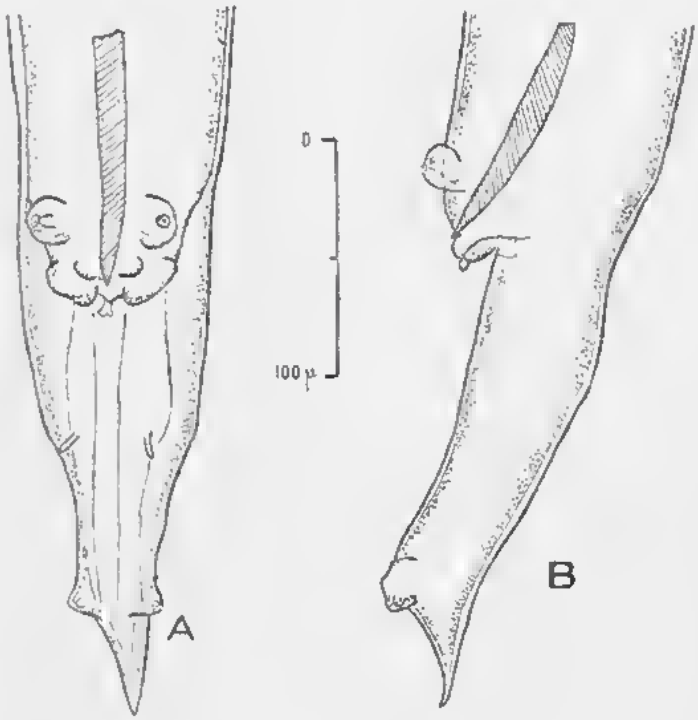


FIG. 46. — *Mehdiella microstoma* (Drasche). A, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; B, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

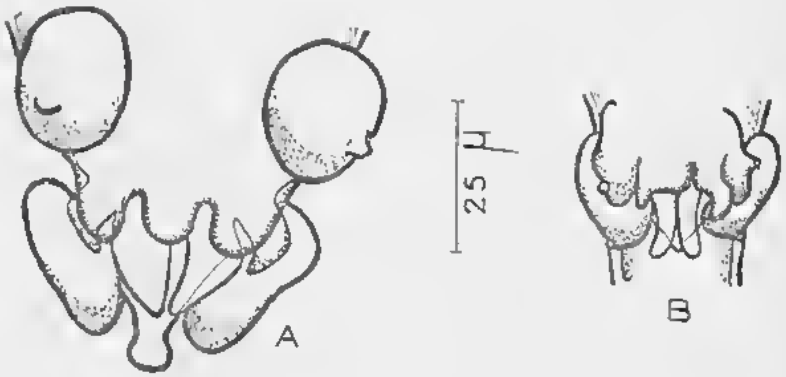


FIG. 47. — Vues ventrales de la région cloacale. A, *Mehdiella microstoma* (Drasche); B, *Mehdiella stylosa stylosa* (Thapar).

4. **Mehdiella longissima** n. sp. (fig. 48)

Nous avons trouvé cette espèce chez la *Testudo horsfieldii* 64 Q.

Description :

Espèce à corps très long et mince (femelles d'environ 11 mm, mâles d'environ 7 mm), à œsophage très court.

Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes; 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes coniques dressées au-dessus de la surface apicale; cycle interne de 6 petites papilles.

Source : MNHN, Paris

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 petites dents.

Femelle : La vulve, non saillante, est située légèrement en dessous de la moitié du corps; l'entrée du vestibule est obstruée par un bouchon brunâtre; l'appareil génital présente la structure habituelle, mais les utérus sont opposés, l'un d'eux étant dirigé vers l'arrière sur la moitié de sa longueur.

La queue est longue et conique.

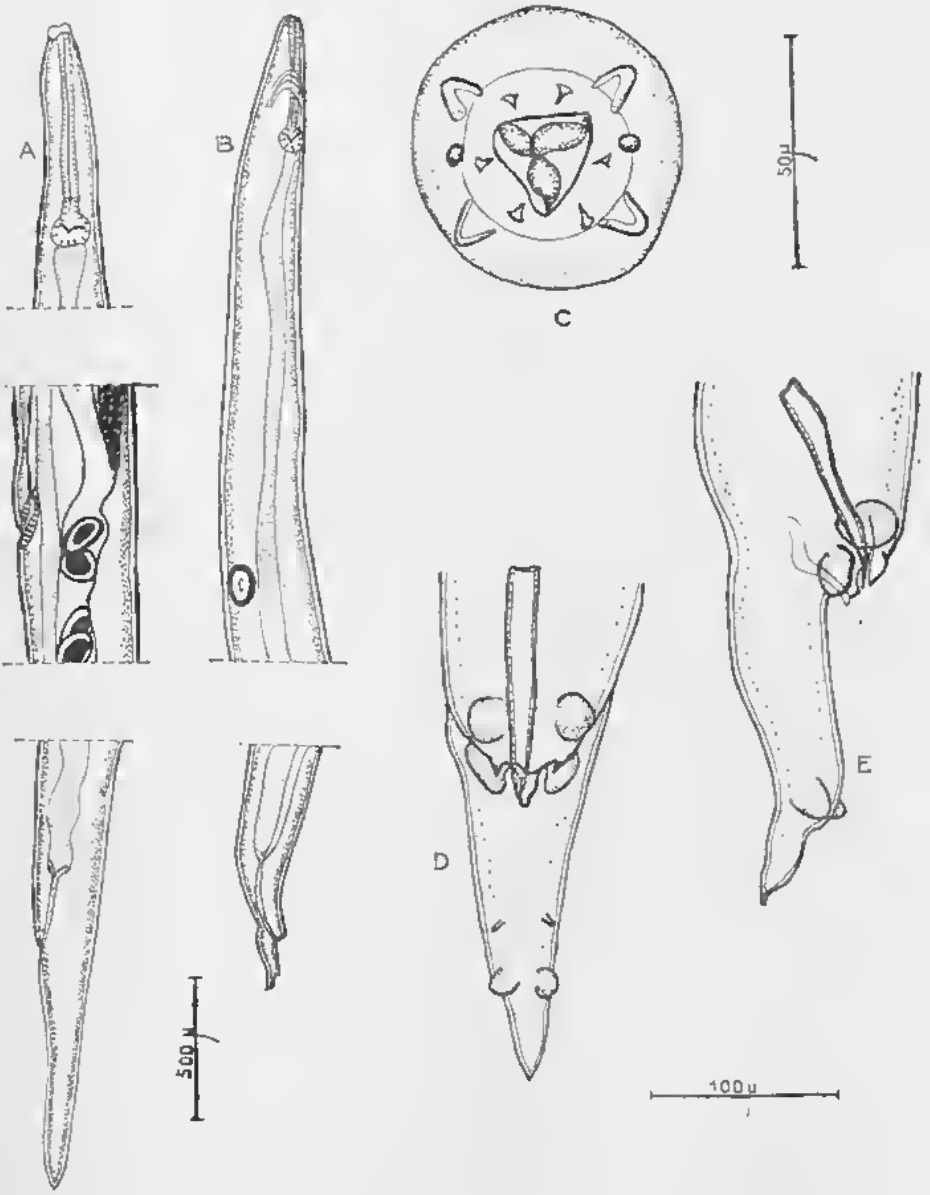


FIG. 48. — *Mehdiella longissima* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Mâle, vue latérale; C, Mâle, extrémité céphalique, vue apicale; D, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; E, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, B : échelle : 500 µ; C : échelle : 50 µ; D, E : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

Principales mensurations d'une femelle longue de 11,2 mm : largeur maximum : 450 µ; pore excréteur et vulve respectivement à 2,55 mm et 6 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 850 µ; longueur de la queue : 870 µ; dimensions des œufs : 200 µ sur 110 µ.

Mâle : Queue dorsale, dépourvue d'ailes caudales, portant à 50 µ de l'extrémité une paire de grosses papilles latérales; au-delà de ces papilles, la queue est réduite à une pointe conique dorsale.

3 paires de papilles au niveau du cloaque; lèvre inférieure du cloaque prolongée en un mamelon tronconique; spicule simple, aciculaire; gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 7,2 mm : largeur maximum : 400 µ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 300 µ et 2,05 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 500 µ; longueur de la queue : 170 µ avec une pointe terminale de 50 µ; longueur du spicule : 120 µ.

Discussion :

L'espèce est voisine, par son corps long et mince et par l'aspect de la queue du mâle, de *Mehdiella microstoma;* elle s'en distingue cependant à première vue par sa plus grande taille et son œsophage très court; de plus, elle s'écarte de *Mehdiella microstoma* par une structure apicale à symétrie triradiée, aussi bien chez les femelles que chez les mâles.

Cette espèce n'avait encore jamais été décrite chez les Tortues paléarctiques et nous ne l'avons rencontrée qu'une seule fois au cours des autopsies que nous avons effectuées; il s'agit donc d'une espèce très rare, que nous nommons *Mehdiella longissima.*

Notons que les larves de *Mehdiella microstoma* ont un œsophage court et une bouche à symétrie triradiée, *Mehdiella longissima* n'est donc peut-être qu'une larve néoténique de *Mehdiella microstoma.*

5. **Mehdiella stylosa** (Thapar 1925)

L'espèce possède 2 sous-espèces vicariantes très voisines, l'une paléarctique, l'autre malgache.

Elle est caractérisée chez la femelle par la présence d'un cercle de 12 languettes dressées autour de la bouche et chez le mâle par la présence d'un spicule fourchu.

a) Mehdiella stylosa stylosa (Thapar 1925) (fig. 47 B, et 49).

Syn. : *Tachygonetria stylosa* ♀ sensu Thapar 1925, nec ♂ sensu Thapar 1925; *Tachygonetria stylosa* Dubinina 1949; *Mehdiella hamosa* Forstner 1960; *Mehdiella cordata* Forstner 1960.

L'espèce est signalée chez *Testudo graeca* (*T. graeca graeca* et *T. graeca ibera*) par Thapar (1925), Forstner (1960), Schad, Kuntz et Wells (1960); nous ne sommes pas certains que l'espèce décrite sous le nom de *Tachygonetria stylosa* par Rysavy (1958) corresponde réellement à cette espèce : en effet la forme de la queue du mâle et la longueur du spicule ne sont pas celles de *Mehdiella stylosa*; l'espèce est signalée chez *Testudo horsfieldii* par Dubinina (1949).

Nous avons nous-même trouvé l'espèce chez les *Testudo hermanni* romaines, les *Testudo graeca graeca* algériennes et marocaines, les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes et les *Testudo horsfieldii.*

Nous en avons donné une description en 1961 (1961 *b*); nous reproduisons la planche de figures correspondante et nous donnons une vue ventrale de la région cloacale.

Source : MNHN, Paris

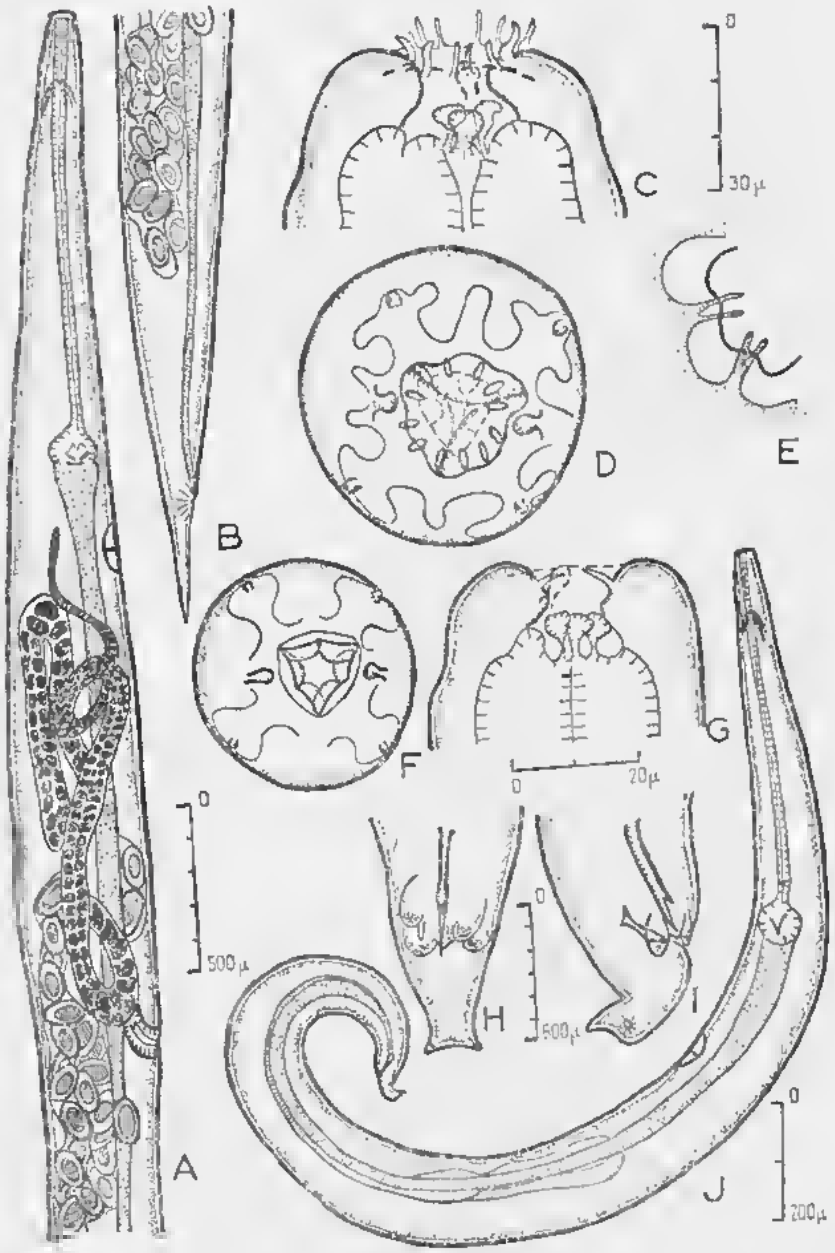


FIG. 49. — *Mehdiella stylosa stylosa* (Thapar). A, Femelle, portion antérieure, vue latérale; B, Femelle, portion postérieure, vue latérale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (les traits en tirets sont les traits de surface); D, Femelle, vue apicale; E, Femelle, extrémité antérieure, vue apicale légèrement oblique; F, Mâle, vue apicale; G, Mâle, extrémité antérieure, vue latérale (les traits en tirets sont les traits de surface); H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; I, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; J, Mâle, vue latérale.

C, D, E, F : échelle : 30 µ; G : échelle : 20 µ; D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

b) Mehdiella stylosa dollfusi n. s. sp. (fig. 50)

L'espèce a été trouvée chez toutes les *Pyxis arachnoïdes* et *Testudo radiata* que nous avons autopsiées. La description correspond à des spécimens de la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q.

Description :

Espèce de petite taille (femelles d'environ 3 mm, mâles d'environ 2 mm), à queue courte, retroussée dorsalement chez le mâle.

L'œsophage est long et mince; son extrémité antérieure est munie de 3 dents dressées portées sur de courts pédicules.

Femelle : Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes; autour de la bouche, on observe un cercle de 12 languettes dressées au-dessus de la surface apicale; 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses dessinant 4 anses submédianes.

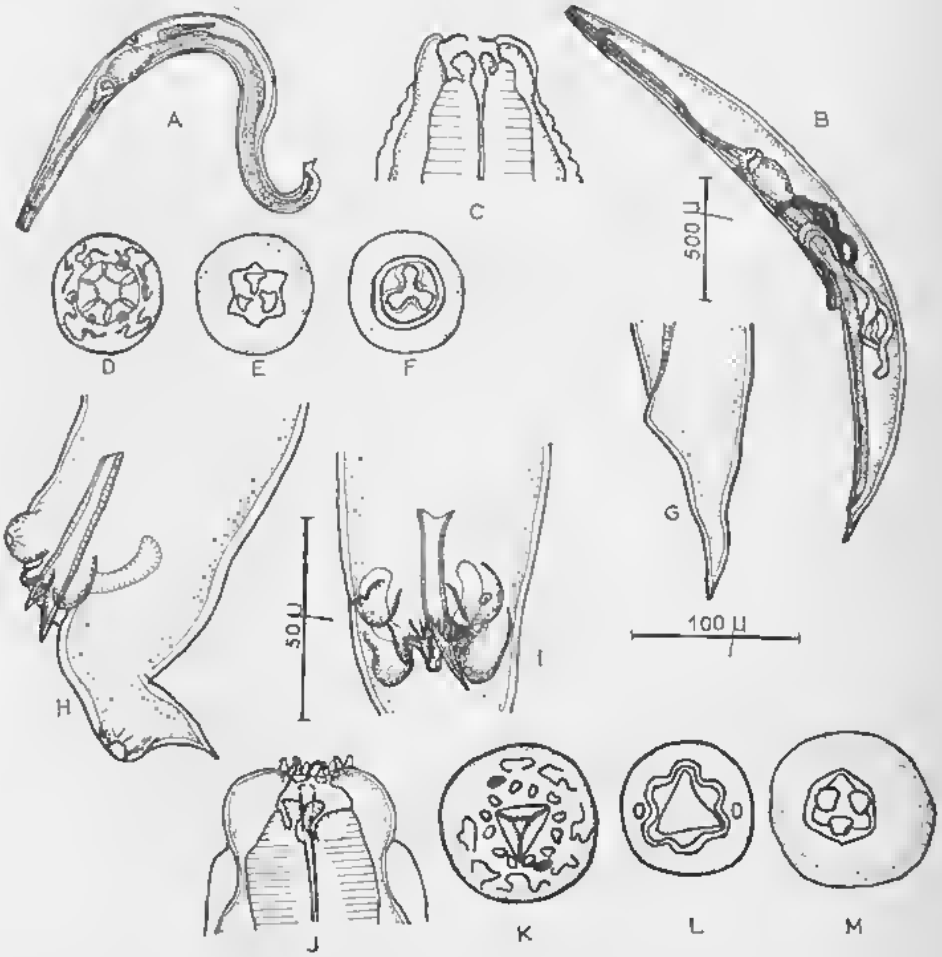


Fig. 50. — *Mehdiella stylosa dollfusi* n. s. sp. A, Mâle, vue latérale; B, Femelle, vue latérale; C, Mâle, extrémité antérieure, vue médiane; D, Mâle, vue apicale superficielle; E, F, Mâle, vues apicales profondes; G, Femelle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; I, Mâle, région cloacale, vue ventrale; J, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); K, Femelle, vue apicale superficielle; L, M, Femelle, vues apicales profondes.

A, B : échelle : 500 µ; C, D, E, F, H, I, J, K, L, M : échelle : 50 µ; G : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

La vulve est légèrement postérieure au milieu du corps ; chez la plupart des spécimens, elle est surplombée par un repli semi-lunaire de la parol ; appareil génital du type habituel.

Queue courte et pointue.

Principales mensurations d'une femelle de 2,7 mm : largeur maximum : 200 µ ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1 mm et 1,66 mm de l'extrémité antérieure ; longueur de l'œsophage : 1 mm ; longueur de la queue : 120 µ.

Mâle : Bouche hexagonale, munie de 6 lèvres transparentes : 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes ; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses dessinant 4 anses submédianes.

Queue courte, retroussée dorsalement ; une paire de papilles caudales latérales et 3 paires de papilles au niveau du cloaque ; lèvre supérieure du cloaque bilobée, lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique ; par-dessus la lèvre supérieure du cloaque, on observe aux plus forts grossissements du microscope une membrane ventrale superficielle à bord déchiqueté en nombreux lobes.

Le spicule, court, a son extrémité distale fourchue ; gubernaculum en Y.

Principales mensurations d'un mâle de 2,1 mm : largeur maximum : 150 µ ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 100 µ et 850 µ de l'extrémité antérieure ; longueur de l'œsophage : 700 µ ; longueur de la queue : 60 µ ; longueur du spicule : 50 µ.

Les spécimens prélevés chez la *Testudo radiata* 101 Q sont plus grands : les femelles mesurent de 4 mm à 6 mm, avec une queue beaucoup plus longue : 550 µ chez une femelle de 4,25 mm.

Discussion :

Cette forme est extrêmement voisine de la forme paléarctique, dont elle possède toutes les caractéristiques : languettes apicales chez la femelle, queue retroussée dorsalement et spicule fourchu chez le mâle ; la création d'une sous-espèce malgache peut se justifier par quelques particularités ; chez les femelles :

— l'œsophage est plus long proportionnellement au corps ;

— la vulve est généralement surplombée par un repli semi-lunaire qui n'existe pas dans la forme paléarctique ;

— les languettes apicales sont moins fines et moins longues ;

chez les mâles :

— la queue est légèrement plus longue ;

— l'extrémité du spicule a un aspect différent : les 2 branches de la fourche sont presque de même longueur, alors que dans la forme paléarctique, la branche ventrale est beaucoup plus courte que l'autre ;

— enfin, la membrane ventrale superficielle de la région cloacale est déchiquetée en lobes profonds, que nous n'avons pas retrouvés dans la forme paléarctique.

6. **Mehdiella grassei** n. sp. (fig. 51)

Nous avons trouvé cette espèce chez les *Testudo radiata* 95 Q et 104 Q ; nous ne pouvons affirmer qu'elle n'existe pas chez les autres Tortues que nous avons autopsiées, car les mâles sont difficiles à distinguer à première vue de ceux de *Mehdiella stylosa.*

Nous attribuons le nom d'espèce aux spécimens mâles trouvés chez la *Testudo radiata* 95 Q ; les femelles que nous décrivons ont également été trouvées chez la *T. radiata* 95 Q, mais nous ne sommes pas certains que leur attribution à ces mâles soit correcte (voir la discussion).

Source : MNHN, Paris

Description :

Mâle : mâle à œsophage long et mince, à queue longue.

Bouche hexagonale, munie de 6 lèvres transparentes; 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses dessinant 4 anses submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents.

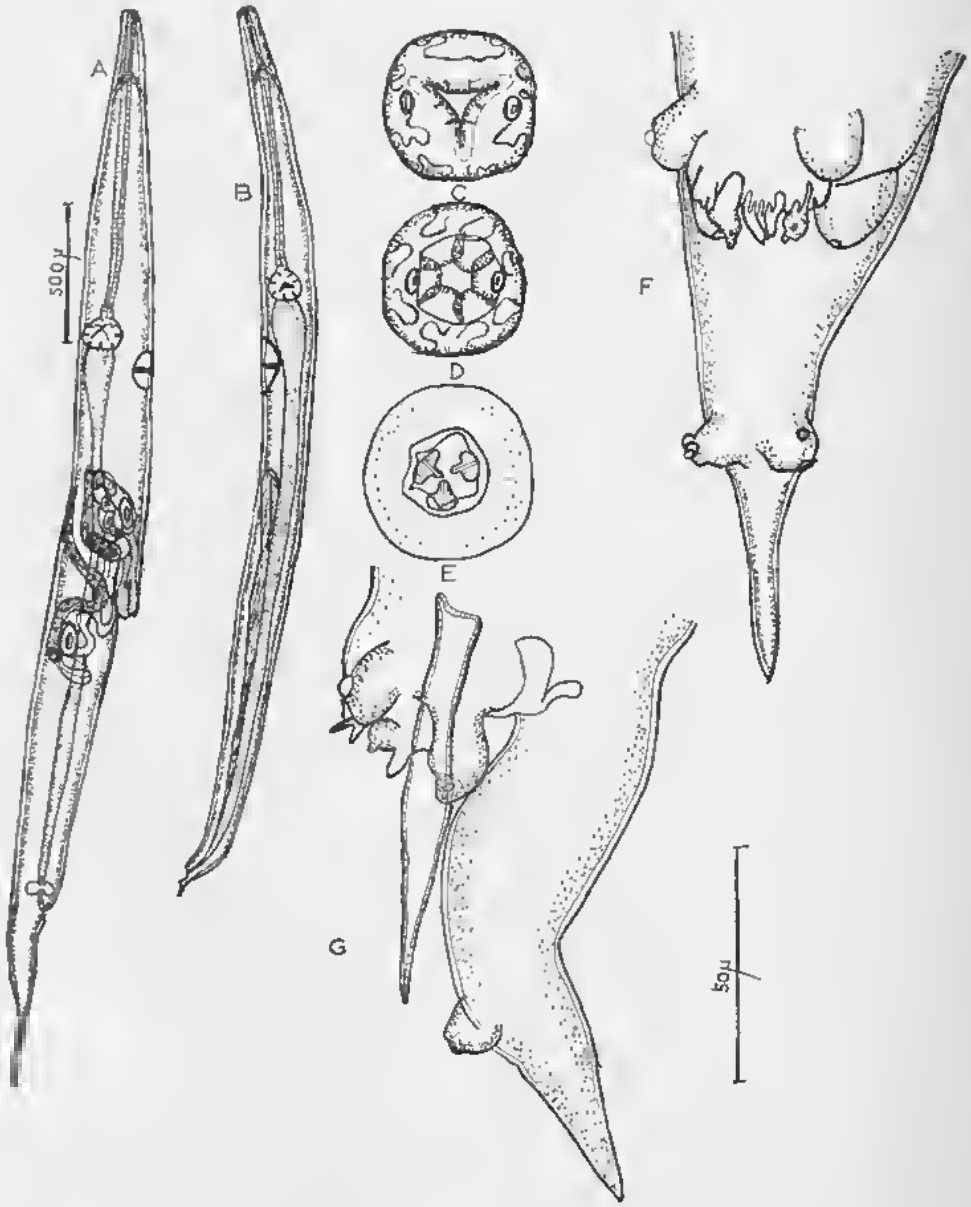


FIG. 51. — *Mehdiella grassei* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Mâle, vue latérale; C, Femelle, vue apicale; D, Mâle, vue apicale superficielle; E, Mâle, vue apicale profonde; F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.
A, B : échelle : 500 µ; C, D, E, F, G : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

Queue dorsale, dépourvue d'ailes caudales, portant à 45 μ de l'extrémité une paire de grosses papilles; au-delà de ces papilles, la queue est réduite à une pointe conique dorsale.

3 paires de papilles au niveau du cloaque, la 1re et la 3e volumineuses, la 2e plus réduite; par-dessus la lèvre supérieure du cloaque bilobée, on observe aux plus forts grossissements du microscope une membrane ventrale superficielle, à bord déchiqueté en nombreux lobes.

Spicule simple, aciculaire; gubernaculum en Y.

Principales mensurations d'un mâle long de 3,35 mm : largeur maximum : 200 μ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 220 μ et 1,3 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,07 mm; longueur de la queue : 100 μ, avec une pointe terminale de 45 μ; longueur du spicule : 85 μ.

Femelle : femelle à œsophage long et mince, à queue très longue et effilée.

Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes; 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses formant 4 anses submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents.

La vulve est légèrement postérieure au milieu du corps; elle est surplombée par un repli semi-lunaire de la paroi; appareil génital du type habituel.

Queue très longue et effilée.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,9 mm : largeur maximum : 300 μ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 220 μ, 1,35 mm et 2,16 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,25 mm; longueur de la queue : 620 μ.

Discussion :

Les mâles de cette espèce rappellent beaucoup ceux de *Mehdiella stylosa*, ils s'en distinguent cependant immédiatement par la longueur de la queue et la forme du spicule.

Les femelles que nous avons attribuées à l'espèce sont très proches de celles de *Tachygonetria macrolaimus madagascariensis*, que nous décrivons plus loin; elles se distinguent principalement des femelles de cette sous-espèce parasitant la même *Testudo radiata* 95 Q par une taille plus grande, une queue plus longue et par le repli semi-lunaire surplombant la vulve; cependant, ces caractères sont peut-être seulement des caractères de variation individuelle et nous ne sommes pas certains, d'une part, que ces femelles correspondent réellement à une espèce différente de *Tachygonetria macrolaimus madagascariensis*, et, d'autre part, qu'elles correspondent aux mâles que nous leur avons associés.

Nous trouvons donc dans le genre *Mehdiella* un cas de vicariance à l'échelon subspécifique (cas de *Mehdiella stylosa*) et un cas de vicariance à l'échelon spécifique (entre *Mehdiella cristata* et *Mehdiella uncinata*).

G. — Genre *TACHYGONETRIA* Wedl 1862

Espèce-type : **Tachygonetria vivipara** Wedl 1862

Le genre *Tachygonetria* comprend presque exclusivement des espèces parasites de *Testudinidae* (1). C'est le genre le plus abondamment représenté chez les Tortues paléarctiques, qui en possèdent 8 espèces : on en connaît

(1) Trois espèces non parasites de *Testudinidae* ont été décrites à notre connaissance :
— *Tachygonetria vivipara* Wedl 1862, l'espèce-type du genre, parasite d'*Uromastix*.
— *Tachygonetria paronai* (Linstow 1893), parasite de *Macroscincus*; cette espèce est insuffisamment décrite et n'appartient peut-être pas au genre *Tachygonetria*.
— *Tachygonetria longisthmus* Dosse 1942, parasite d'*Iguana*; cette espèce s'éloigne du genre *Tachygonetria* par son œsophage et par l'aspect de la queue du mâle.
Les 3 espèces *Tachygonetria massinissae*, *Tachygonetria lambdiensis* et *Tachygonetria jugurthae* citées par Seurat dans son tableau de détermination des espèces africaines du genre *Tachygonetria* (1918) ne sont accompagnées d'aucune description et leur hôte n'est pas précisé; nous les considérons donc comme *nomen nudum*.

Source : MNHN, Paris

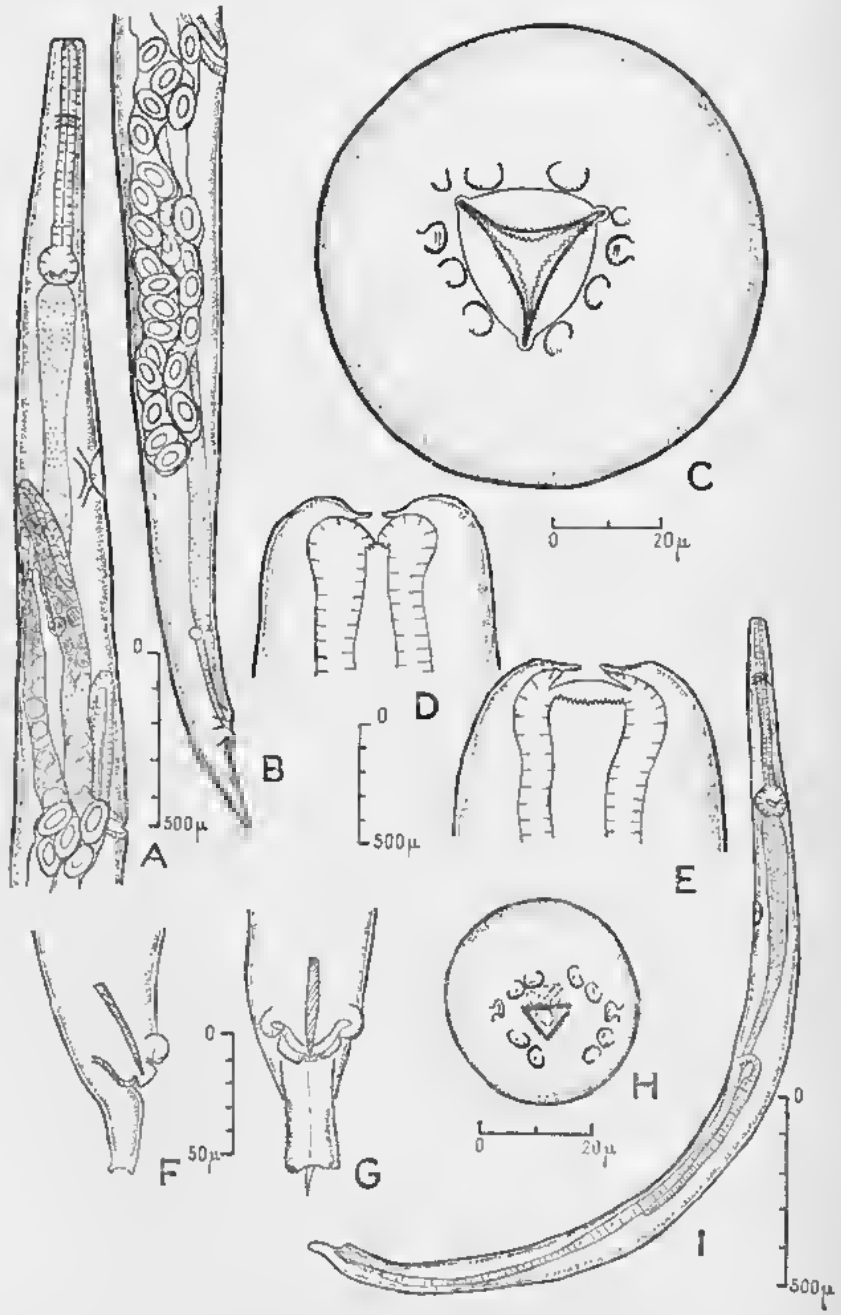


FIG. 52. — *Tachygonetria dentata dentata* (Drasche). A, Femelle, portion antérieure; B, Femelle, portion postérieure; C, Femelle, vue apicale; D, Femelle, extrémité apicale, vue médiane profonde; E, Femelle, extrémité apicale, vue latérale profonde; F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Mâle, vue apicale; I, Mâle, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

2 espèces chez les Tortues malgaches, 6 espèces chez les Tortues sud-africaines, 1 espèce chez les Tortues des Galapagos et 1 espèce chez les Tortues du Nouveau Monde.

Le genre est caractérisé par l'extrémité caudale du mâle : elle est dépourvue d'ailes caudales et brusquement tronquée à l'extrémité, la pointe caudale terminale ayant complétement disparu ou subsistant seulement sous forme d'une fine pointe hyaline; les papilles caudales sont situées latéralement aux angles de l'extrémité tronquée.

1. **Tachygonetria dentata** (Drasche 1884)

Cette espèce est caractérisée principalement par son œsophage court et son extrémité antérieure large.

Elle possède 3 sous-espèces vicariantes très proches les unes des autres : une paléarctique, une malgache et une sud-africaine.

a) *Tachygonetria dentata dentata* (Drasche 1884) (fig. 52, 53)

Syn. : *Oxyuris dentata* Drasche 1884; ? *Tachygonetria expansa* Rees 1935.

Cette espèce est signalée chez *Testudo graeca* (*Testudo graeca graeca* et *Testudo graeca ibera*) par Drasche (1884), Seurat (1918), Baylis (1923), Thapar (1925), Rysavy (1958), Forstner (1960), Schad, Kuntz et Wells (1960). Elle est signalée par Baylis (1923) chez *Testudo kleinmanni* et par Dubinina (1949) chez *Testudo horsfieldii*.

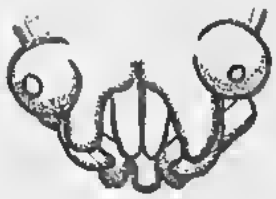


Fig. 53. — *Tachygonetria dentata dentata* (Drasche). Vue ventrale de la région cloacale.

Rees (1935) décrit chez une *Testudo horsfieldii* une espèce nouvelle, *Tachygonetria expansa*; les mesures qu'elle indique pour cette espèce et les figures de la queue du mâle correspondent à celles de *Tachygonetria dentata*; nous avons observé sur certains spécimens de *Tachygonetria dentata* des formations identiques aux petites « ailes caudales » signalées par Rees; *Tachygonetria expansa* nous semble donc être synonyme de *Tachygonetria dentata* ou en constituer tout au plus une sous-espèce, *Tachygonetria dentata expansa* Rees.

Nous avons nous-même trouvé l'espèce chez les *Testudo hermanni* romaines, les *Testudo graeca graeca* algériennes et marocaines, les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes et les *Testudo horsfieldii*.

Nous en avons donné une description en 1961 (*a*); nous reproduisons la planche de figures correspondante et nous y adjoignons une vue ventrale de la région cloacale du mâle.

Source : MNHN, Paris

b) *Tachygonetria dentata quentini* n. s. sp. (fig. 54).

Nous avons trouvé chez les Tortues sud-africaines une forme extrêmement voisine de la précédente.

Les spécimens que nous décrivons ont été récoltés chez une *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley (Z. 203 collection ORTLEPP); nous avons retrouvé l'espèce chez une *Testudo pardalis* de Victoria West (Z. 1539 collection ORTLEPP).

Description :

Espèce à œsophage court; femelles d'environ 4 mm, mâles d'environ 1,5 mm; il existe un léger dimorphisme sexuel de l'extrémité antérieure.

Femelle : Bouche munie de 3 lèvres transparentes; 2 amphides latérales et 8 papilles en forme de virgules groupées sur un même cercle et disposées en 4 paires submédianes. A l'extrémité antérieure, les 3 lobes œsophagiens se recourbent vers l'intérieur et portent une série de dents dont les pointes sont ainsi dirigées vers l'arrière.

Vulve non saillante située exactement au milieu du corps; appareil génital du type habituel.

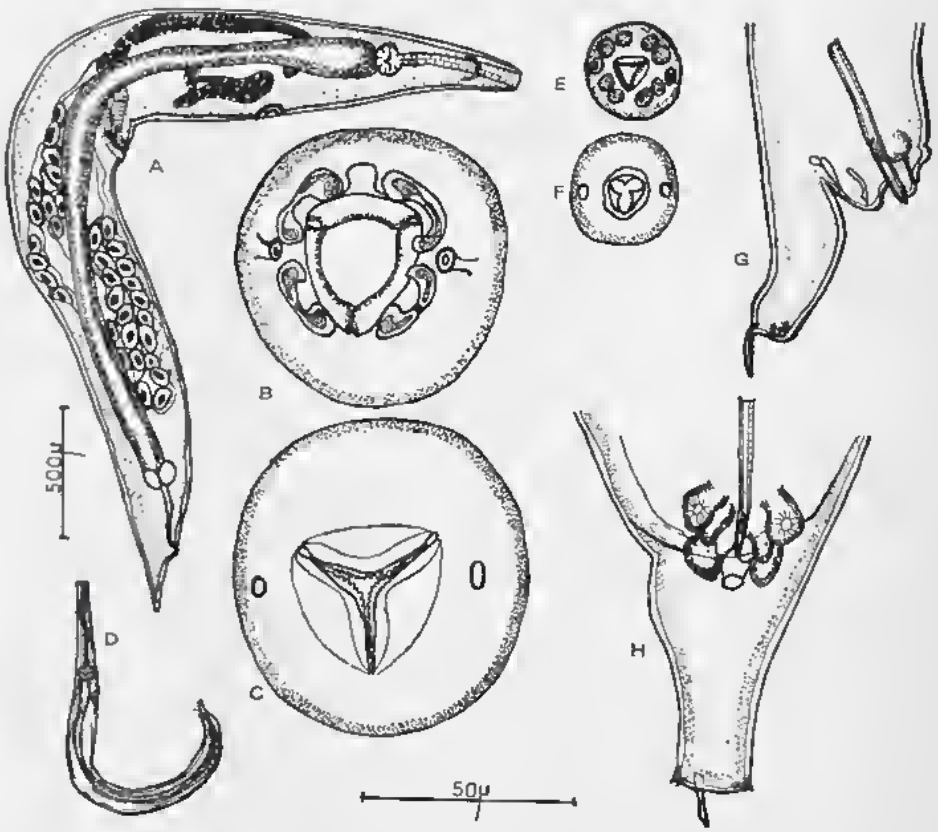


FIG. 54. — *Tachygonetria dentata quentini* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle; C, Femelle, vue apicale profonde; D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale superficielle; F, Mâle, vue apicale profonde; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale.
A, D : échelle : 500 µ; B, C, E, F, G, H : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

Queue courte et conique.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,8 mm : largeur maximum : 450 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 180 µ, 1 mm et 1,9 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 550 µ; longueur de la queue : 280 µ; dimensions des œufs : 140 µ sur 80 µ.

Mâle : Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres; 2 amphides latérales et 8 papilles arrondies disposées en 4 paires submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 petites dents.

Queue dorsale de forme trapézoïdale en vue ventrale, portant une paire de papilles latérales aux angles de l'extrémité et munie d'une fine pointe dorsale de 10 µ.

3 paires de papilles au niveau du cloaque; lèvre supérieure du cloaque bilobée; lèvre inférieure prolongée en un mamelon troncoïnique.

Spicule très court, aciculaire; gubernaculum en V très ouvert.

Principales mensurations d'un spécimen de 1,52 mm : largeur maximum : 120 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 80 µ et 450 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 380 µ; longueur de la queue : 50 µ avec une pointe hyaline de 10 à 12 µ; longueur du spicule : 40 µ.

Discussion :

Cette forme est presque identique à la forme paléarctique; le corps de la femelle est cependant plus court et d'aspect plus trapu et les papilles céphaliques ont une forme différente, ce qui justifie la création d'une sous-espèce : *Tachygonetria dentata quentini.*

c) *Tachygonetria dentata richardae* n. s. sp. (fig. 55)

Il existe également chez les Tortues malgaches une forme très voisine des précédentes; nous l'avons rencontrée chez toutes les *Pyxis arachnoïdes* et *Testudo radiata* que nous avons autopsiées, à l'exception de la *Pyxis arachnoïdes* 85 Q, qui possédait des Atractides.

Les spécimens types ont été pris chez la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q.

Description :

Nous signalerons simplement dans la description les caractères qui la distinguent des sous-espèces précédentes :

Femelle : Les femelles mesurent environ 4 mm.

Nous donnons les principales mensurations d'une femelle longue de 4,3 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,2 mm et 2,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 650 µ; longueur de la queue : 400 µ; dimensions des œufs : 150 µ sur 70 µ.

La forme des papilles apicales rappelle celle de la sous-espèce sud-africaine.

La queue est plus longue et effilée que dans les 2 sous-espèces précédentes.

Mâle : les mâles mesurent de 2 mm à 3 mm.

Nous donnons les principales mensurations d'un spécimen de 2,3 mm : largeur maximum : 160 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 150 µ et 850 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 500 µ; longueur de la queue : 100 µ avec une pointe hyaline de 18 µ; longueur du spicule : 70 µ.

Nous voyons que la queue est plus longue que dans les 2 sous-espèces précédentes, avec une pointe hyaline terminale plus développée; le spicule est également plus long que dans les 2 sous-espèces précédentes.

Ces différents caractères justifient la création d'une sous-espèce : *Tachygonetria dentata richardae.*

Source : MNHN, Paris

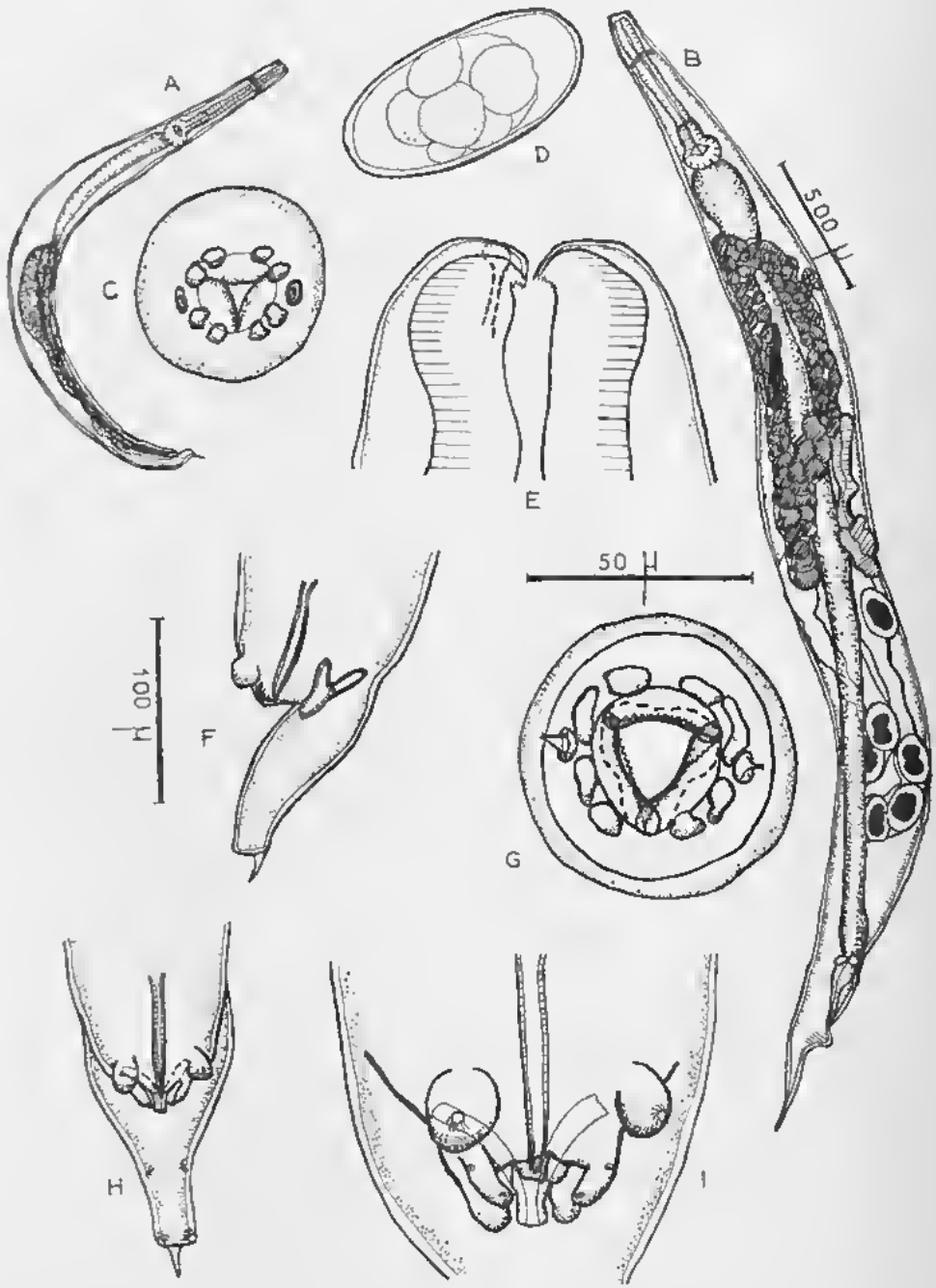


Fig. 55. — *Tachygonetria dentata richardae* n. s. sp. A, Mâle, vue latérale; B, Femelle, vue latérale; C, Mâle, vue apicale; D, Œuf; E, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale profonde (l'amphide superficielle est dessinée en tirets); F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Femelle, vue apicale superficielle (la section œsophagienne profonde est indiquée en tirets); H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; I, Mâle, région cloacale, vue ventrale.

A, B : échelle : 500 µ; C, E, G, I : échelle : 50 µ; D, F, H : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

d) *Tachygonetria dentata* sub. sp. (fig. 56)

Chez des *Testudo pardalis* du Swaziland (collection FITZSIMMONS), nous avons trouvé des femelles appartenant à l'espèce *Tachygonetria dentata*; nous n'avons malheureusement pu trouver les mâles correspondants et nous ne savons donc à quelle sous-espèce attribuer ces spécimens.

La forme des papilles apicales est semblable à celle des sous-espèces sud-africaines et malgaches, et la queue longue et effilée rappelle plutôt la sous-espèce malgache.

Nous donnons les principales mensurations d'une femelle longue de 3,8 mm : largeur maximum : 320 μ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 150 μ, 925 μ, et 1,8 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 500 μ; longueur de la queue : 450 μ.

2. **Tachygonetria macrolaimus** (Linstow 1899)

Cette espèce est caractérisée par son extrémité antérieure effilée et conique et par sa queue très longue chez la femelle.

Elle possède 3 sous-espèces vicariantes, une paléarctique, une malgache et une sud-africaine.

LINSTOW a décrit en 1899 chez une *Testudo pardalis* africaine 2 espèces nouvelles : *Oxyuris macrolaimus* et *Oxyuris microlaimus*. *Oxyuris macrolaimus* a été retrouvée par SEURAT (1918) chez *Testudo graeca* qui l'a placée dans le genre *Tachygonetria*, et a été signalée ensuite par plusieurs auteurs chez *Testudo graeca* (THAPAR 1925, SCHAD, KUNTZ et WELLS 1960) et *Testudo horsfieldii* (DUBININA 1949). Or, nous avons nous-même retrouvé chez plusieurs *Testudo pardalis* l'espèce décrite par LINSTOW et constaté que les formes parasites des *Testudo pardalis* et celles parasites des Tortues paléarctiques constituaient 2 sous-espèces différentes; la sous-espèce type est donc celle qui a été décrite par LINSTOW, c'est-à-dire la forme parasite des *Testudo pardalis*.

a) *Tachygonetria macrolaimus macrolaimus* (Linstow 1899) (fig. 57)

Syn. : *Oxyuris macrolaimus* Linstow 1899.

L'espèce est signalée par LINSTOW chez une *Testudo pardalis* du Berliner Aquarium.

Nous l'avons nous-même trouvée chez 3 *Testudo pardalis* du Jardin Zoologique National de Prétoria et 3 *Testudo pardalis* du Swaziland (collection FITZSIMMONS).

La description correspond à des spécimens de la *Testudo pardalis* 106 Q du Jardin Zoologique National de Pretoria.

Description :

Espèce à corps long et mince (femelles d'environ 5 mm, mâles de 2,5 mm à 3 mm) et à extrémités effilées. Il existe un léger dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale : la bouche est triangulaire chez le mâle comme chez la femelle, mais alors que chez la femelle elle est bordée par 3 lèvres transparentes, chez le mâle il existe 6 lèvres (ou 3 lèvres échancrées jusqu'à leur base); 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes qui dessinent 4 anses submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 longues dents dressées.

Source : MNHN, Paris

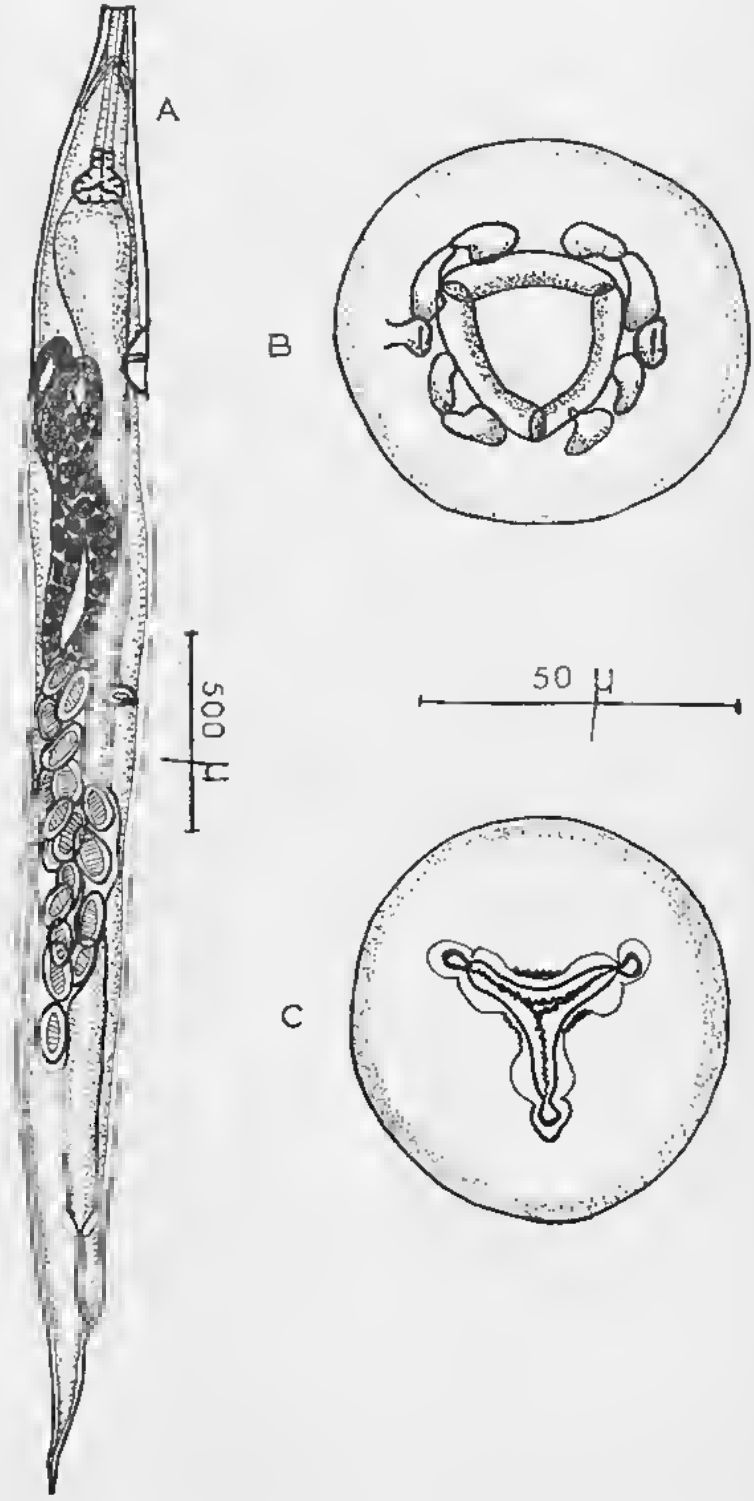


FIG. 56. — *Tachygonetria dentata* sub. sp. (Femelle trouvée chez une *Testudo pardalis* du Swaziland). A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle; C, Femelle, vue apicale profonde.

A : échelle : 500 µ; B, C : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

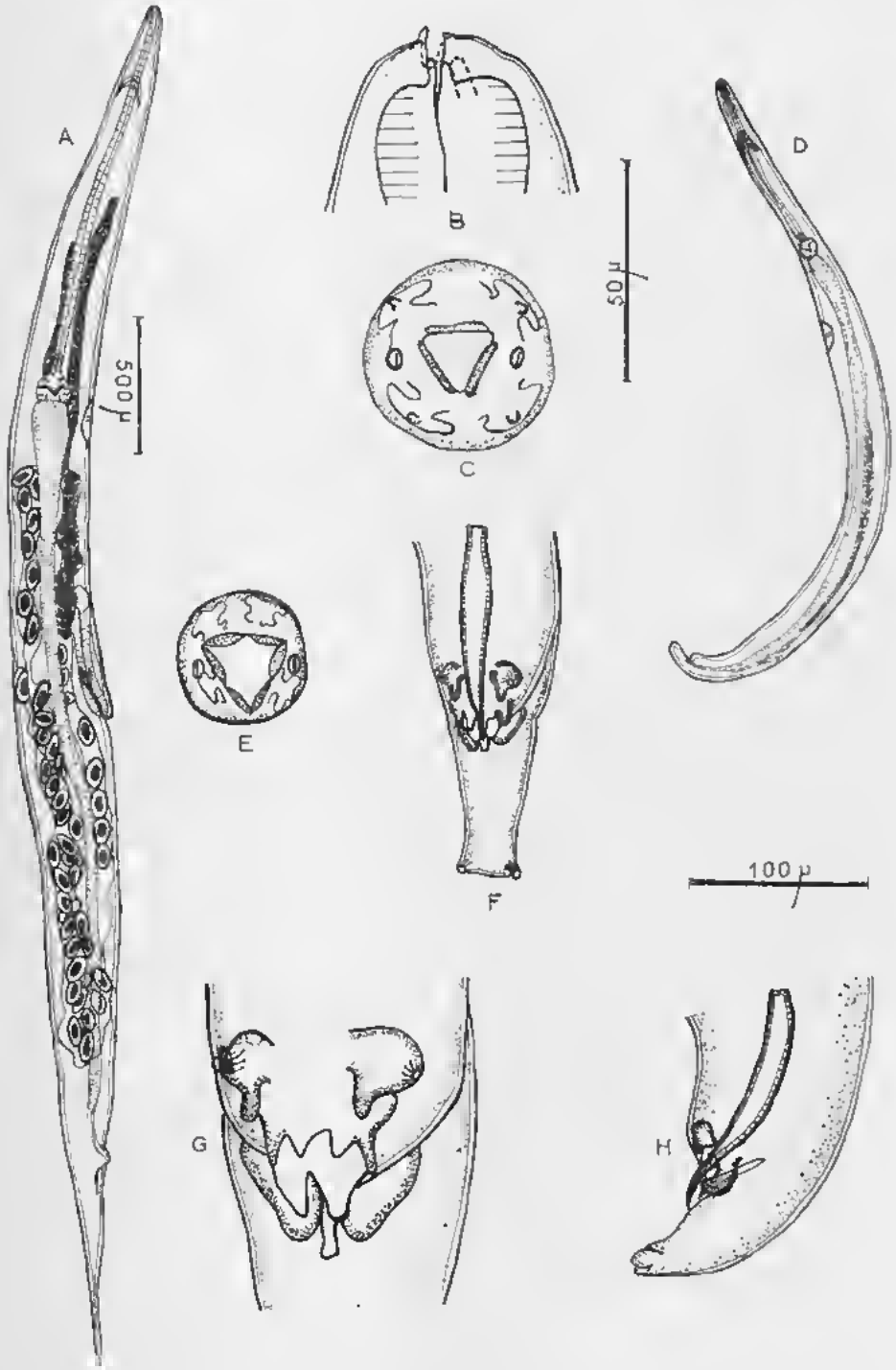


Fig. 57. — *Tachygonetria macrolaimus macrolaimus* (Linstow). A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); C, Femelle, vue apicale (les 3 lèvres transparentes sont dressées perpendiculairement à la surface apicale); D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale (les 6 lèvres sont dressées perpendiculairement à la surface apicale); F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Mâle, région cloacale, vue ventrale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, D : échelle : 500 µ; B, C, E, G : échelle : 50 µ; F, H : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

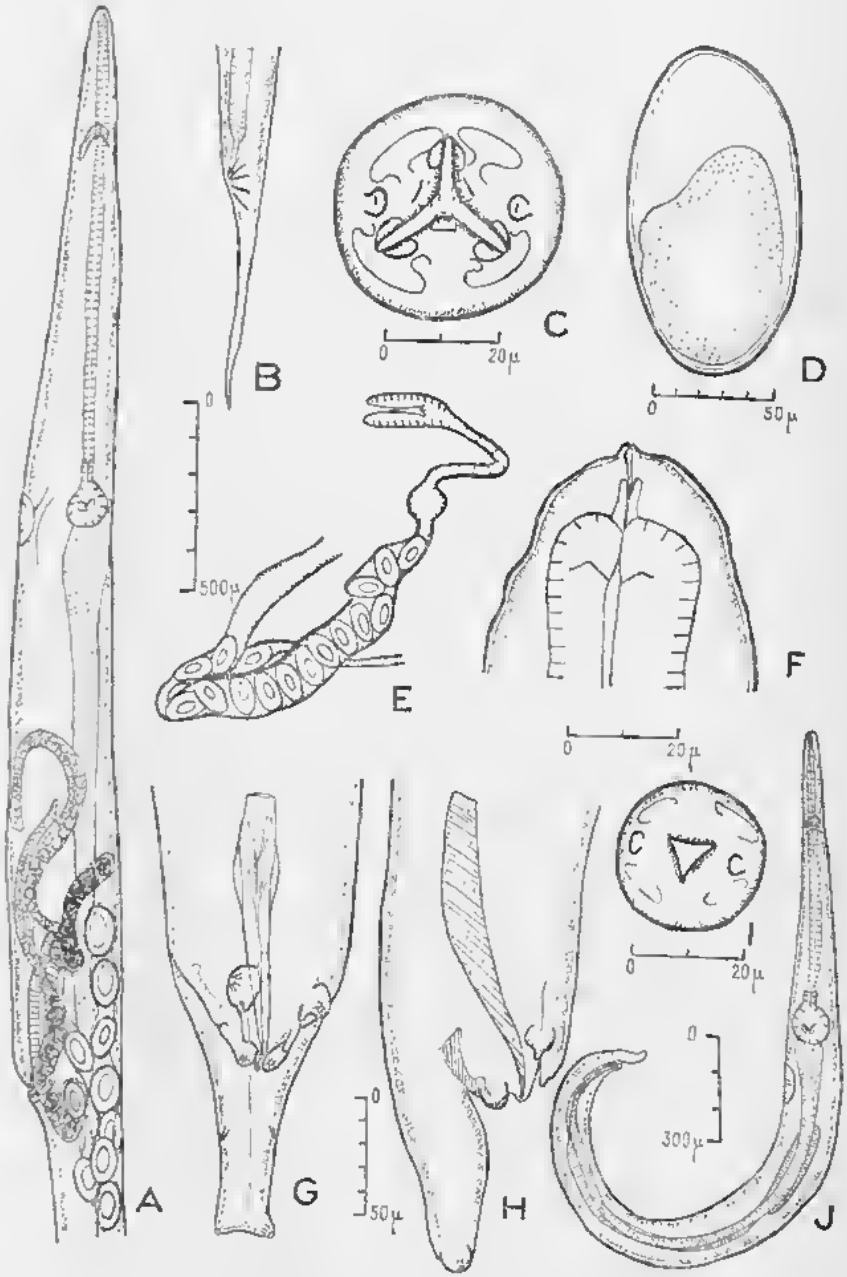


FIG. 58. — *Tachygonetria macrolaimus palearcticus* (Seurat). A, Femelle, portion antérieure, vue latérale; B, Femelle, extrémité postérieure, vue latérale; C, Femelle, vue apicale; D, Œuf; E, Femelle, ovéjecteur; F, Femelle, extrémité apicale, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; I, Mâle, vue apicale; J, Mâle, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

Femelle : Vulve légèrement postérieure au milieu du corps; appareil génital du type habitoel.

Queue très longue et effilée.

Principales mensurations d'une femelle longue de 5,16 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 300 µ, 1,6 mm et 2,76 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,55 mm; longueur de la queue : 750 µ; dimensions des œufs : 130 µ sur 80 µ.

Mâle : Queue dorsale portant une paire de papilles latérales aux angles de son extrémité tronquée; chez certains individus, elle peut être munie d'une pointe hyaline d'une dizaine de µ.

3 paires de papilles au niveau du cloaque, la paire antérieure est munie d'un petit lobe postérieur; par-dessus la lèvre supérieure du cloaque, se trouve une membrane ventrale superficielle découpée en plusieurs lobes; lèvre supérieure du cloaque bilobée; lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique.

Spicule long, élargi dans sa région moyenne et terminé à son extrémité distale en une longue pointe effilée. Gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 2,76 mm : largeur maximum : 150 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 250 µ et 1,05 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 750 µ; longueur de la queue : 80 µ; longueur du spicule : 130 µ.

Discussion :

La description est les figures de LINSTOW correspondent à notre espèce, mais ses femelles sont plus petites.

b) *Tachygonetria macrolaimus palearcticus* n. s. sp. (fig. 58, 59)

Syn. : *Tachygonetria macrolaimus* Seurat; non *Tachygonetria macrolaimus* sensu Thapar 1925 et Dubinina 1949; *Tachygonetria conica* ♂ sensu Thapar 1925 et Dubinina 1949; *Tachygonetria pusilla* ♀ sensu Thapar 1925 et Dubinine 1949; *Tachygonetria macrolaimus* Petter 1961.

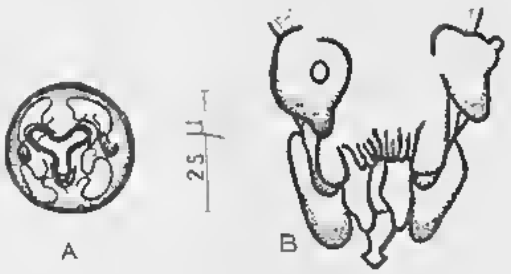


FIG. 59. — *Tachygonetria macrolaimus palearcticus* (Seurat). A, Mâle, vue apicale; B, Vue ventrale de la région cloacale.

Nous avons trouvé cette espèce chez les *Testudo hermanni* romaines, les *Testudo graeca graeca* marocaines et algériennes, les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes et les *Testudo horsfieldii*.

Nous en avons donné une description en 1961 (a) et nous ferons simplement ici quelques remarques :

— la longueur de la queue des femelles varie beaucoup suivant l'hôte : alors qu'elle est de 600 µ chez les Tortues algériennes, elle atteint 1 000 µ chez les Tortues iraniennes.

— la queue des mâles est chez certains individus munie d'une pointe hyaline dont la longueur et la forme sont variables.

— on observe par-dessus la lèvre supérieure du cloaque une membrane ventrale superficielle peu visible, découpée en 7 à 8 lobes allongés.

Source : MNHN, Paris

Discussion :

Cette forme est très voisine de la précédente, les 2 sous-espèces se distinguent principalement par leurs structures apicales :

Dans la forme paléarctique, l'ouverture buccale est en forme de Y, alors qu'elle est triangulaire dans la forme sud-africaine; de plus, les mâles de la forme paléarctique ont une structure apicale tout à fait semblable à celle des femelles, alors que chez les mâles de la forme sud-africaine la bouche possède 6 lèvres; la forme sud-africaine semble donc moins évoluée.

c) *Tachygonetria macrolaimus dessetae* n. s. sp. (fig. 60).

Nous avons trouvé une 3e sous-espèce chez les *Pyxix arachnoïdes* et les *Testudo radiata* malgaches.

La description correspond aux spécimens de la *Pyxis arachnoïdes* 82 Q :

Description :

Les spécimens parasites des *Pyxis* sont de petite taille (femelles d'environ 3 mm, mâles de 1,5 mm à 2,5 mm).

La structure apicale est semblable à celle de la forme paléarctique : bouche triradiée, avec 3 pièces chitinoïdes coiffant les 3 sommets de l'Y en profondeur.

Femelle : Mensurations d'une femelle de 2,9 mm : largeur maximum : 250 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,05 mm et 1,7 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1 mm; longueur de la queue : 350 µ; dimensions des œufs : 130 µ sur 60 µ.

Les femelles parasites de la *Testudo radiata* 101 Q sont beaucoup plus grandes : 4,8 mm avec une queue de 880 µ.

Chez les spécimens parasites de la *Pyxis arachnoïdes*, la vulve n'est jamais saillante; elle l'est légèrement chez certains individus parasites de la *Testudo radiata* 101 Q.

Mâle : Mensurations d'un mâle de 2,3 mm : largeur maximum : 120 µ; anneau nerveux à 200 µ de l'extrémité antérieure; pore excréteur postbulbaire; longueur de l'œsophage : 700 µ; longueur de la queue : 70 µ; longueur du spicule : 90 µ.

Certains spécimens possèdent une fine pointe hyaline à l'extrémité de la queue.

Le spicule est plus court et ne présente pas une dilatation de la région moyenne aussi nette que dans les 2 sous-espèces précédentes.

Il existe comme dans la forme paléarctique une membrane ventrale superficielle découpée en plusieurs lobes allongés.

Discussion :

Cette sous-espèce se distingue des 2 précédentes principalement par la longueur plus faible et la forme plus simple de son spicule.

3. **Tachygonetria microlaimus** (Linstow 1899) (fig. 61)

Syn. : *Oxyuris microlaimus* Linstow 1899; nec *Tachygonetria microlaimus* sensu Thapar 1925; nec *Tachygonetria microlaimus* sensu Petter 1961.

Linstow a décrit en 1899 l'espèce *Oxyuris microlaimus* chez une *Testudo pardalis* africaine; l'espèce a ensuite été placée par Seurat (1918) dans le genre *Tachygonetria*. Plus tard, Thapar (1925), puis nous-même en 1961 avons attribué le nom de *Tachygonetria microlaimus* à des femelles et des mâles parasites de *Testudo graeca*; alors que les mâles correspondaient à peu près à la description de Linstow, les femelles étaient complètement

Source : MNHN, Paris

différentes. Nous avons par la suite, en étudiant la faune des *Testudo pardalis*, trouvé une espèce qui nous paraît correspondre à celle de LINSTOW; cette espèce est complètement différente de celles que THAPAR et nous-même avions appelées *Tachygonetria microlaimus* et semble n'exister que chez les Tortues d'Afrique australe.

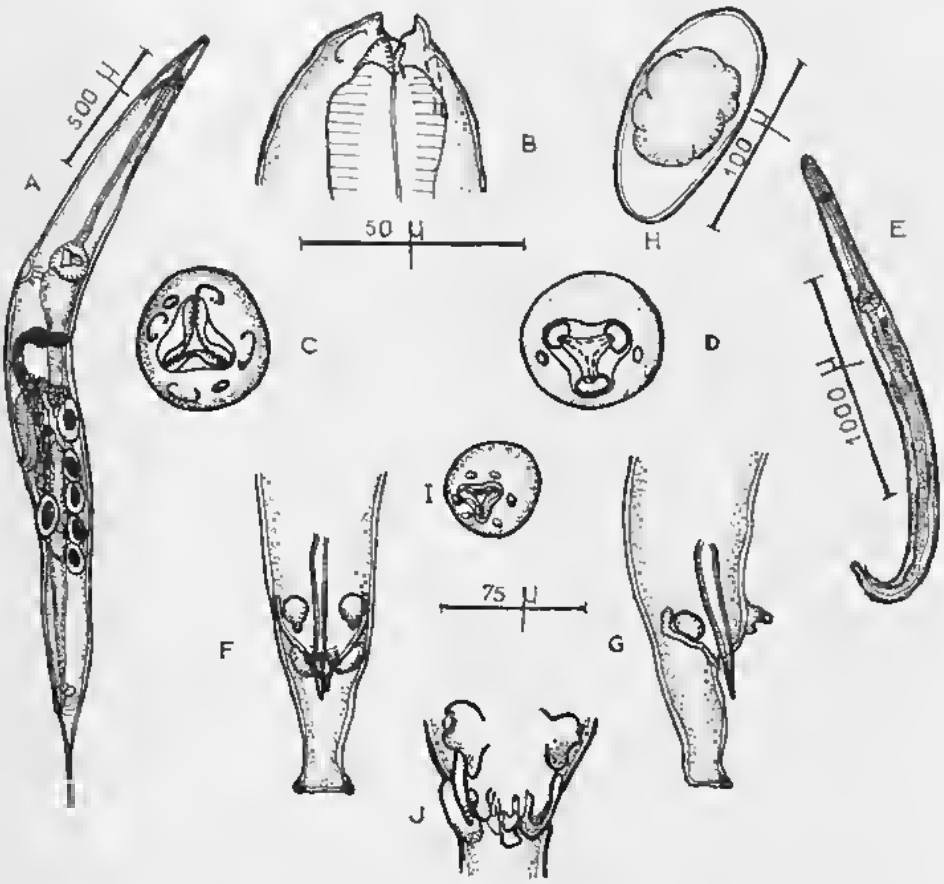


FIG. 60. — *Tachygonetria macrolaimus dessetae* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); C, Femelle, vue apicale superficielle; D, Femelle, vue apicale profonde; E, Mâle, vue latérale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Œuf; I, Mâle, vue apicale; J, Région cloacale, vue ventrale.

A : échelle : 500 µ; B, C, D, I, J : échelle : 50 µ; E : échelle : 1 000 µ; F, G : échelle : 75 µ; H : échelle : 100 µ.

Nous avons trouvé l'espèce chez les *Testudo pardalis* du Jardin Zoologique National de Pretoria et chez les *Testudo pardalis* du Swaziland (collection FITZSIMMONS).

La description correspond à des spécimens de la *Testudo pardalis* 106 Q du Jardin Zoologique National de Pretoria.

Source : MNHN, Paris

Description :

Espèce à corps long et mince (femelles d'environ 5 mm, mâles de 2,5 à 3 mm), à extrémité antérieure fine; elle est caractérisée chez la femelle par une vulve légèrement antérieure au milieu du corps et une queue très longue et effilée.

Il existe un léger dimorphisme sexuel de l'extrémité apicale : la bouche, triangulaire, est munie de 3 lèvres chez la femelle, alors qu'elle possède 6 lèvres chez le mâle; 2 amphides latérales et 4 papilles submédianes; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes qui dessinent 4 anses submédianes simples.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents dressées.

Femelle : la vulve, non saillante, est antérieure au milieu du corps, ce qui est une exception dans le genre *Tachygonetria*; l'appareil génital est du type habituel.

La queue est extrêmement longue et effilée.

Principales mensurations d'une femelle longue de 5,4 mm : largeur maximum : 250 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 160 µ, 1,32 mm et 2,0 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,25 mm; longueur de la queue : 1,22 mm; dimensions des œufs : 140 µ/80 µ.

Les femelles parasites des *Testudo pardalis* du Swaziland sont plus petites : elles mesurent 4 mm en moyenne.

Mâle : Queue dorsale portant une paire de papilles latérales aux angles de son extrémité tronquée; elle est souvent munie d'une fine pointe hyaline d'une dizaine de µ, mais celle-ci peut être réduite à un petit bouton ou faire complètement défaut.

3 paires de papilles au niveau du cloaque; la paire antérieure est munie d'un lobe postérieur; lèvre supérieure du cloaque bilobée, lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique; par-dessus la lèvre supérieure du cloaque, se trouve une membrane superficielle incisée en son milieu.

Spicule simple, aciculaire; gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 2,7 mm : largeur maximum : 180 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 950 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 750 µ; longueur de la queue : 100 µ; longueur du spicule : 100 µ.

Discussion :

Nous avons identifié cette espèce à l'*Oxyuris microlaimus* de Linstow, bien que l'œsophage dans la description de Linstow soit beaucoup plus court que dans la nôtre; en effet, ses figures représentant la queue du mâle correspondent parfaitement aux nôtres, et la vulve est antérieure au milieu du corps dans les 2 cas.

Cette espèce est très proche de *Tachygonetria macrolaimus macrolaimus* décrite plus haut, à laquelle nous l'avons toujours trouvée associée.

Les femelles des 2 espèces ont un aspect général très proche, et une structure apicale identique; elles diffèrent cependant par 3 caractères très nets :

— la position de la vulve : elle est antérieure au milieu du corps chez *Tachygonetria microlaimus*, et postérieure chez *Tachygonetria macrolaimus*;

— la longueur de la queue : elle est plus longue chez *Tachygonetria microlaimus*;

— la longueur de l'œsophage : il est plus court chez *Tachygonetria microlaimus*.

Les mâles des 2 espèces par contre sont très difficiles à distinguer : la pointe hyaline signalée par Linstow chez *Tachygonetria microlaimus* peut se trouver chez les 2 espèces; la queue est peut-être légèrement plus longue chez *Tachygonetria microlaimus*, mais le caractère le plus net concerne le spicule, qui est plus court et de forme plus simple chez *Tachygonetria microlaimus*.

Source : MNHN, Paris

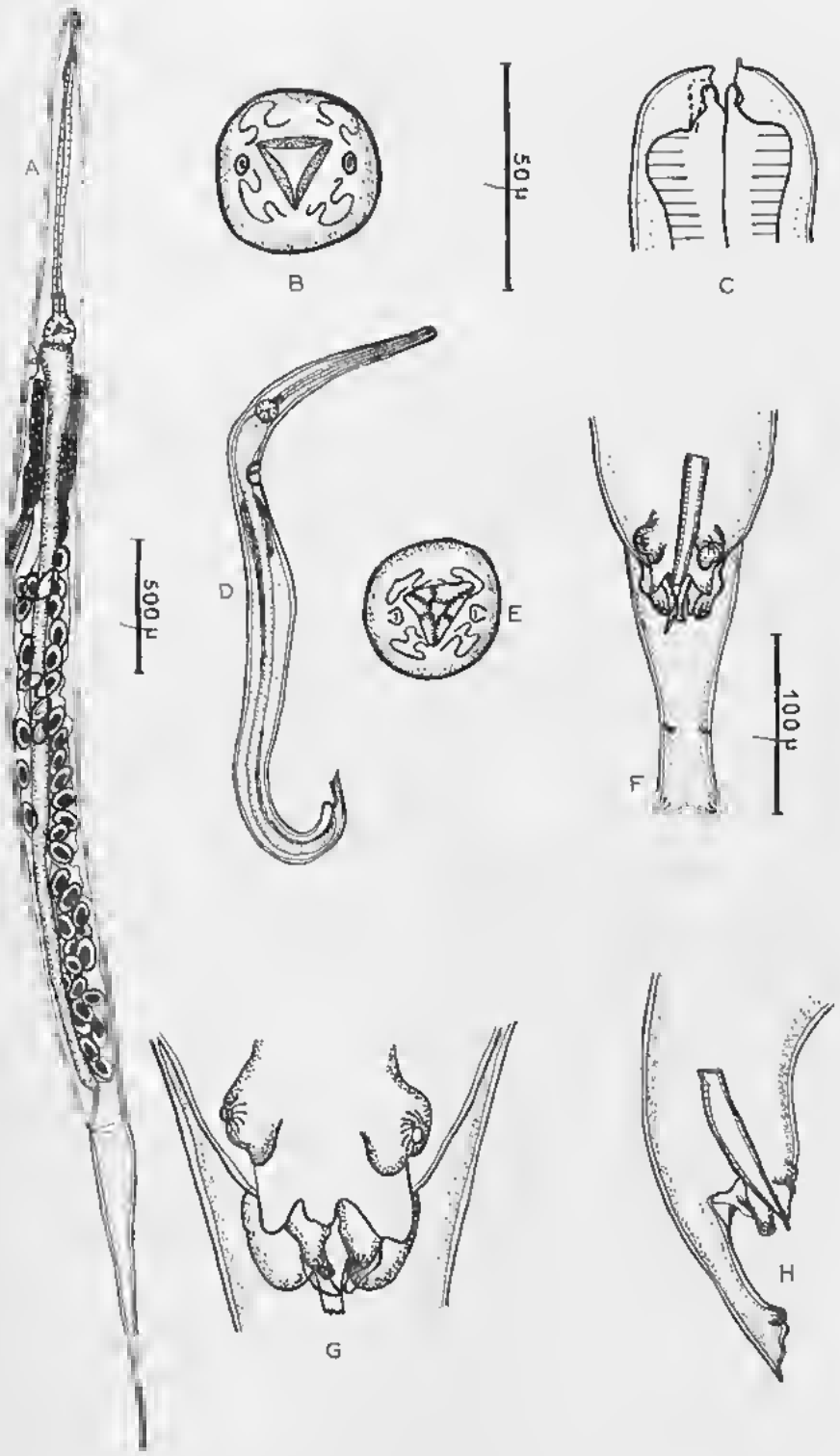


FIG. 61. — *Tachyganelria microlaimus* (Linstow). A, Femelle, vue latérale: B, Femelle, vue apicale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Région cloacale, vue ventrale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, D : échelle : 500 µ; B, C, E, G : échelle : 50 µ; F, H; échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

4. Tachygonetria longicollis (Schneider 1866)

Cette espèce possède d'une part plusieurs formes paléarctiques difficiles á distinguer les unes des autres, d'autre part une forme sud-africaine.

a) Formes paléarctiques.

1° *Difficultés particulières à leur étude.*

L'espéce *Tachygonetria longicollis* a été décrite pour la 1re fois d'une manière peu détaillée par Schneider (1866) chez une *Testudo graeca* d'origine inconnue; le nom de *Tachygonetria longicollis* a été attribué ensuite suivant les auteurs á plusieurs formes qui différaient principalement par la longueur des queues chez les femelles et la forme des spicules chez les mâles. Nous avons essayé de distinguer plusieurs sous-espéces parmi ces formes, mais le problème est trés difficile á résoudre.

Envisageons le cas des femelles:

Dans la faune du côlon d'une Tortue donnée, nous pouvons généralement distinguer à première vue 2 types de formes, présentant des structures apicales identiques et des œsophages de même longueur, mais différant par la longueur de la queue. Cependant, il existe certains individus qui paraissent intermédiaires entre les 2 types, et si nous mesurons la longueur de la queue chez un grand nombre d'individus prélevés au hasard, nous constatons qu'elle varie d'une manière continue, si bien que nous ne savons comment délimiter les 2 sous-espèces.

Nous avons établi pour savoir si nous avions réellement affaire à plusieurs sous-espèces, des diagrammes de dispersion (fig. 62), en portant en abscisse la longueur de l'œsophage (1) et en ordonnée la longueur de la queue d'une centaine d'individus de l'espèce *Tachygonetria longicollis* prélevés au hasard chez une Tortue.

Cependant l'interprétation de ces diagrammes se heurte à plusieurs difficultés :

— Il est connu en Parasitologie que la taille d'un Parasite varie avec la taille de l'hôte et le pourcentage d'infestation; nous avons vérifié ce phénoméne chez les différentes espèces d'Oxyures qui parasitent les Tortues : chez les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes de grande taille, les femelles d'Oxyures sont plus grandes et ont la queue plus longue que les femelles des mêmes espèces qui parasitent les *Testudo graeca graeca* nord-africaines; dans ces conditions, une même sous-espèce occupera des positions différentes sur les diagrammes correspondant à des Tortues de tailles différentes.

— Nous savons que les femelles d'Oxyures grandissent une fois qu'elles ont atteint leur maturité sexuelle et que les proportions relatives d'un individu varient au cours de la croissance. Or, la population d'Oxyures d'une Tortue s'est vraisemblablement formée par plusieurs infestations distinctes et comprend donc plusieurs séries de femelles d'âges différents; dans ces

(1) Nous avons choisi la longueur de l'œsophage plutôt que la longueur totale, car l'œsophage étant rigide, sa longueur se trouve moins modifiée par la fixation.

Source : MNHN, Paris

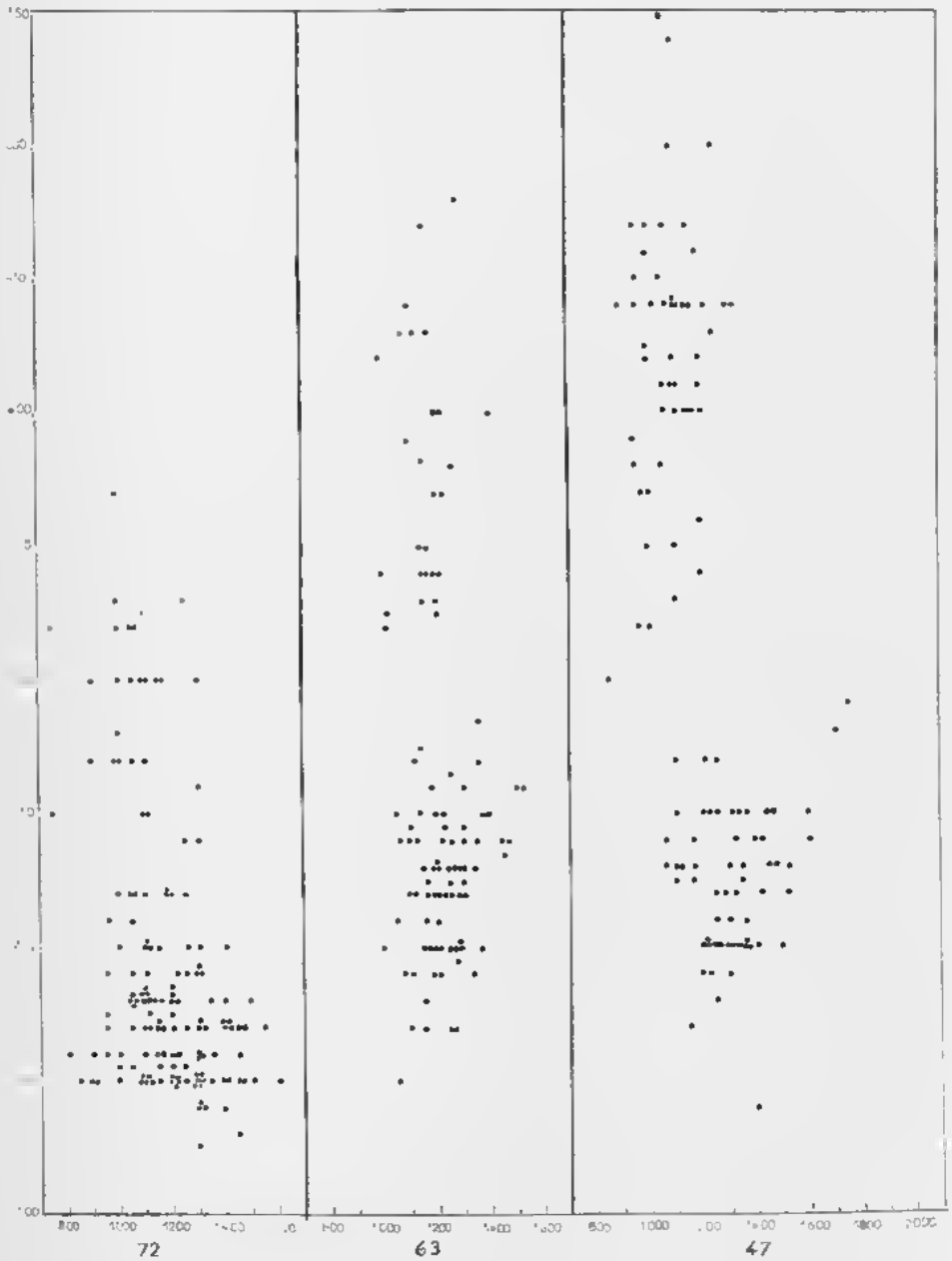


FIG. 62. — *Diagrammes de dispersion mettant en évidence les sous-espèces de Tachygonetria longicollis :*

Nous avons effectué ces diagrammes chez 3 Tortues provenant respectivement du Maroc (72 Q), de la région transcaspienne (63 Q), et d'Iran (47 Q).

Nous avons dans chaque cas prélevé au hasard une centaine d'individus appartenant à l'espèce *Tachygonetria longicollis* ; chaque point correspond à un individu dont nous avons porté en abscisse la longueur de l'œsophage et en ordonnée la longueur de la queue.

Nous voyons que, dans les 3 cas, il existe deux nuages différents, ce qui indique l'existence de 2 sous-espèces, mais que les centres de ces nuages ne se situent pas au même endroit pour les Tortues des 3 régions.

Source : MNHN, Paris

conditions, la même sous-espèce peut se trouver représentée sur le diagramme par plusieurs nuages différents, chaque nuage correspondant à une infestation et à une série de femelles du même âge.

— Enfin, les différentes sous-espèces ne sont pas représentées dans les mêmes proportions, et il peut exister des sous-espèces rares qui dans un groupe d'individus prélevés au hasard seront représentées en trop petite quantité pour que leur existence apparaisse sur un diagramme.

Néanmoins, nous avons constaté en construisant les diagrammes chez plusieurs Tortues d'origines géographiques diverses, que l'on obtenait chaque fois 2 nuages distincts, bien que chez des Tortues d'origines différentes, ces nuages n'occupent pas la même position sur les diagrammes.

La constance du phénomène semble donc indiquer qu'il existe 2 sous-espèces, une à queue courte et une à queue longue, chacune de ces sous-espèces présentant des variations géographiques.

Chez les Tortues d'Afrique du Nord, nous avons distingué une 3e variété de femelles, de même structure apicale, mais caractérisée par l'aspect robuste du corps et la queue conique très courte et massive.

Cette variété est également difficile à définir car il existe des individus intermédiaires entre elle et la variété à queue courte dont nous avons parlé plus haut, mais elle est représentée d'une manière trop peu abondante pour que son existence apparaisse sur des diagrammes.

Considérons maintenant le cas des mâles:

Comme pour les femelles, nous retrouvons chez la plupart des Tortues la présence constante de 2 types de mâles; ces mâles ont un aspect général semblable, des structures apicales identiques, mais possèdent 2 types de spicules :

— soit des spicules de forme simple, aciculaires;

— soit des spicules d'allure plus robuste, et généralement munis à peu de distance de leur extrémité de 2 paires de barbillons.

Chez les Tortues d'Afrique du Nord, il existe une 3e variété de mâles, dont le spicule est muni près de l'extrémité postérieure d'une paire de lobes lui donnant l'aspect de la fleur de Lys.

Cependant, la distinction entre les différents types de mâles présente plusieurs difficultés :

1° Les mâles possédant des spicules d'allure robuste ont en général un aspect plus trapu et une tête plus large que les autres, mais il existe des exceptions, certains mâles d'aspect trapu ayant un spicule fin et lisse.

2° De plus la distinction entre les 2 sortes de spicules est quelquefois difficile à faire : les 2 paires de barbes sont remplacées chez certains individus par 2 ailes à bord libre denticulé; ces ailes sont quelquefois peu développées et leur bord peut devenir lisse, si bien qu'il existe tous les intermédiaires entre les 2 catégories.

3° La forme des spicules présente une certaine variation suivant les régions : ainsi, chez les *Testudo horsfieldii*, les spicules à 2 barbes sont brusquement tronqués après la 2e paire de barbillons.

Chez les Tortues iraniennes, nous n'avons jamais trouvé de spicules à 2 barbes, les spicules robustes sont simplement parfois munis d'ailes à bord denticulé. (fig. 65 F).

Source : MNHN, Paris

Si nous admettons qu'il existe 3 sous-espèces, le problème se pose d'apparier les mâles avec les femelles correspondantes :

Nous apparions les femelles à corps robuste avec les mâles à spicules munis d'une paire de lobes, puisque chacune de ces formes ne se trouve qu'en Afrique du Nord.

En ce qui concerne les 2 autres sous-espèces, nous n'avons aucune raison morphologique d'apparier les mâles à spicules robustes avec une forme de femelles plutôt qu'avec l'autre, mais ceux-ci étant moins fréquents que les mâles à spicules fins, nous supposons qu'ils correspondent aux femelles à queues longues, moins fréquentes que les femelles à queues courtes.

Après avoir rappelé les caractères communs à toute l'espèce, nous décrirons les sous-espèces que nous avons distinguées chez les Tortues d'Afrique du Nord, puis nous signalerons brièvement les caractères qui sont particuliers aux autres variétés géographiques que nous avons rencontrées.

2° *Caractères communs à l'espèce :*

Espèce à œsophage très long, à extrémité apicale plate.

Il existe un dimorphisme sexuel de l'extrémité antérieure, la bouche est en effet munie de 3 lèvres transparentes chez la femelle, alors qu'elle possède 6 lèvres chez le mâle (1).

2 amphides latérales et 4 petites papilles submédianes; cycle interne de 6 papilles; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses dessinant 4 anses submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents dressées sur de fins pédicules.

Femelle : vulve légèrement postérieure au milieu du corps; appareil génital du type habituel.

Mâle : Queue dorsale tronquée à l'extrémité, et portant une paire de papilles latérales aux angles de l'extrémité tronquée; chez certains spécimens, cette queue est munie d'une fine pointe hyaline.

3 paires de papilles au niveau du cloaque, la paire antérieure est munie d'un petit lobe postérieur; lèvre supérieure du cloaque bilobée; lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique; par-dessus la lèvre supérieure, on observe une membrane ventrale superficielle plus ou moins déchiquetée suivant les individus. Gubernaculum en V.

3° *Sous-espèces nord-africaines.*

Nous avons vu que l'on pouvait distinguer en Afrique du Nord 3 sous-espèces :

Tachygonetria longicollis longicollis (Schneider) (fig. 63).

Syn. : *Oxyuris longicollis* Schneider 1866; *Oxyuris longicollis* Drasche 1884; *Paracis longicollis* Railliet et Henry 1916; *Tachygonetria microlaimus* ♀ sensu Thapar 1925; *Tachygonetria testudinis* Forstner 1960.

Chez cette sous-espèce, les femelles ont une queue courte et les mâles un spicule lisse.

Le spicule du *Tachygonetria longicollis* de Schneider étant lisse, nous attribuons la description de Schneider à cette sous-espèce qui représente donc la sous-espèce type : *Tachygonetria longicollis longicollis.*

(1) Dans notre publication de 1961b nous décrivons chez les mâles de *Tachygonetria longicollis* une bouche à 3 lèvres mais une étude plus approfondie nous a montré qu'ils en possédaient en réalité 6.

Source : MNHN, Paris

A cette sous-espèce correspondent toutes les descriptions de *Tachygonetria longicollis* parasites de *Testudo graeca* dans lesquelles le spicule n'a pas de barbillons : celle de Drasche (1884), de Rysavy (1958), de Forstner (1960).

D'après le tableau de détermination de Seurat (1918), il lui correspond vraisemblablement aussi l'espèce *Tachygonetria massinissae*, bien que Seurat ne donne pas de description de cette espèce et n'en précise pas l'hôte.

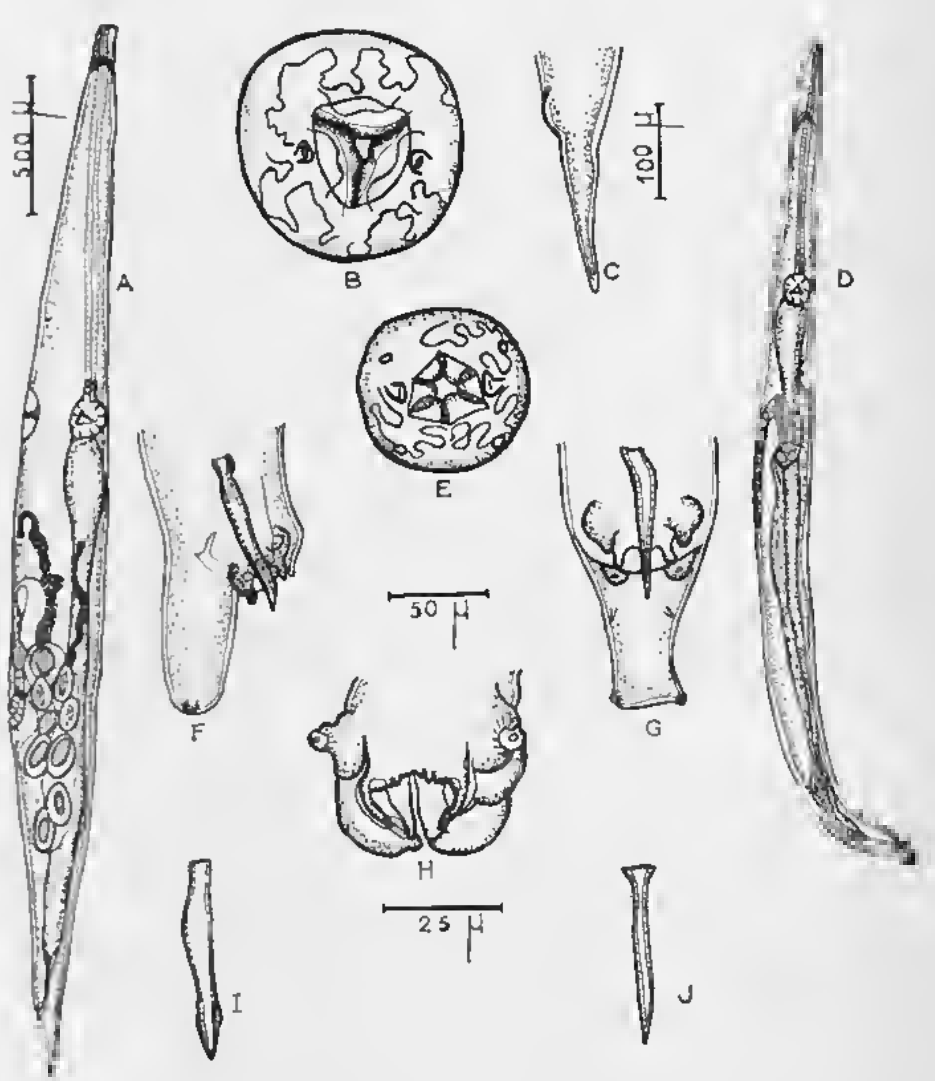


Fig. 63. — *Tachygonetria longicollis longicollis* (Schneider) (variété nord-africaine) A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale; C, Femelle, queue; D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; H, Mâle, région cloacale, vue ventrale; I, J, Spicules de 2 spécimens montrant les variations morphologiques que peuvent présenter ces spicules.

A, D : échelle : 500 µ; B, E, H : échelle : 25 µ; C : échelle : 100 µ; F, G, I, J : échelle : 50 µ.

Source : MNHN, Paris

De plus, nous mettons en synonymie avec cette sous-espèce les femelles de *Tachygonetria microlaimus* décrites par THAPAR (1925), dont l'aspect et les dimensions correspondent, et le *Tachygonetria testudinis* de FONSTNER (1960) : les différences qu'il donne entre cette espèce et *Tachygonetria longicollis* nous semblent en effet ne pas sortir du cadre des variations individuelles.

Nous donnons les mensurations et les figures de spécimens prélevés chez des Tortues marocaines (la femelle a été prélevée chez la Tortue 72 Q, et le mâle chez la Tortue 11 Q).

Femelle : Principales mensurations d'une femelle longue de 3,75 mm; largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 120 µ, 1,4 mm et 2,45 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,5 mm; longueur de la queue : 200 µ.

— Par rapport à la sous-espèce à queue longue que l'on trouve dans le même hôte, l'intestin présente sa largeur maximum à quelque distance du bulbe et non immédiatement en dessous comme c'est le cas dans l'autre sous-espèce.

— La longueur de la queue dans cette variété mesure en moyenne 150 µ, mais elle varie de 120 µ à 230 µ.

Mâle : Principales mensurations d'un mâle long de 3,1 mm : largeur maximum : 180 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 250 µ et 1.150 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 900 µ; longueur de la queue : 70 µ; longueur du spicule : 80 µ.

— Le spicule est mince, avec son extrémité proximale élargie et son extrémité distale généralement taillée en biseau en vue latérale.

Tachygonetria longicollis pusilla (Seurat). (fig. 61)

Syn. : *Tachygonetria pusilla* Seurat 1918.

Chez cette sous-espèce les femelles ont une queue longue et les mâles un spicule muni de 2 paires de barbillons.

Elle correspond aussi bien pour les mâles que pour les femelles à l'espèce *Tachygonetria pusilla* de SEURAT, nous en faisons donc la sous-espèce : *Tachygonetria longicollis pusilla* (Seurat).

Nous donnons les mensurations et les figures de spécimens prélevés chez des Tortues marocaines (la femelle a été prélevée chez la Tortue 72 Q, et le mâle chez la Tortue 11 Q).

Femelle : Principales mensurations d'une femelle longue de 3,4 mm : largeur maximum : 300 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 175 µ, 1,29 mm et 2,17 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,34 mm; longueur de la queue : 325 µ.

— La longueur de la queue dans cette variété varie entre 250 µ et 340 µ.

Mâle : Principales mensurations d'un mâle long de 3 mm : largeur maximum : 200 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 1,15 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1 mm; longueur de la queue : 70 µ; longueur du spicule : 110 µ.

— Le spicule est robuste, son extrémité proximale élargie et son extrémité distale munie de 2 paires de barbillons latéraux.

Tachygonetria longicollis setosa (Seurat). (fig. 65, A, B, C, D)

Syn. : *Tachygonetria longicollis* Seurat 1918; *Tachygonetria setosa* Seurat 1918; *Tachygonetria longicollis* ♀ sensu Thapar 1925; *Tachygonetria pusilla* ♂ sensu Thapar 1925.

Chez cette sous-espèce, les femelles ont un corps robuste et une queue très courte, et les mâles un spicule muni d'une paire de lobes latéraux.

Source : MNHN, Paris

Elle correspond aux 2 espèces que SEURAT a décrites sous les noms de *Tachygonetria longicollis* et *Tachygonetria setosa*, espèces qui ont été mises plus tard en synonymie; nous en faisons donc la sous-espèce *Tachygonetria longicollis setosa* (Seurat).

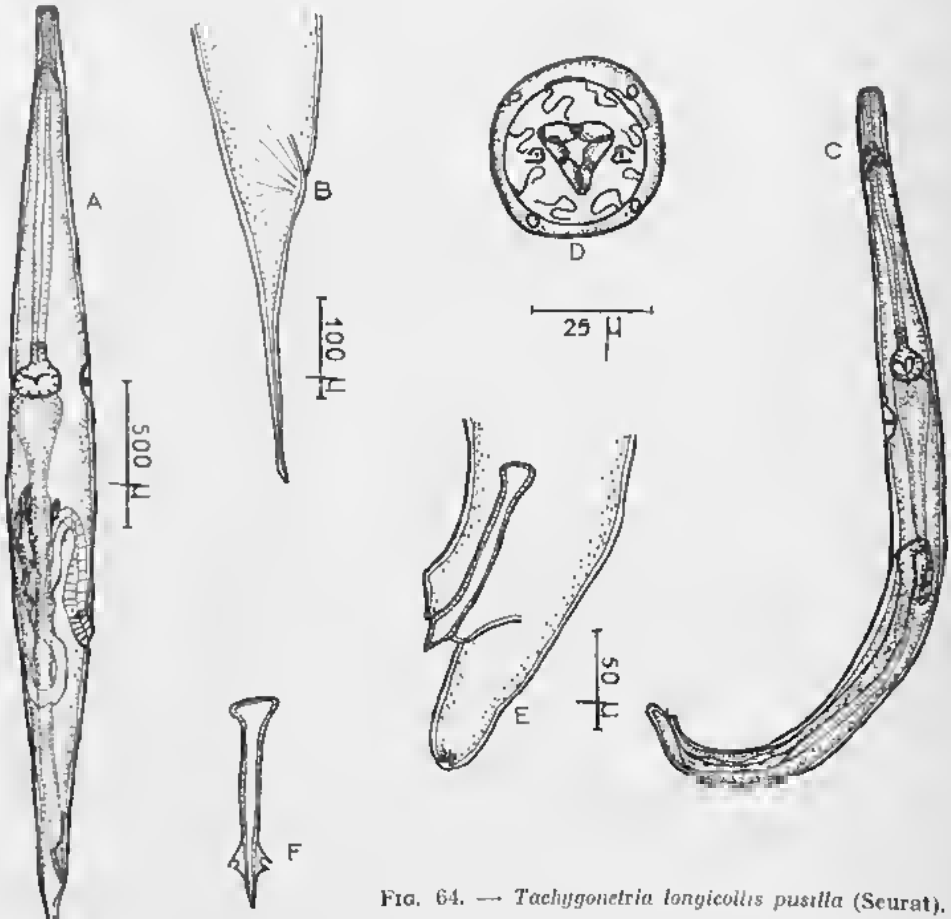


FIG. 64. — *Tachygonetria longicollis pusilla* (Seurat).

A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, queue; C, Mâle, vue latérale; D, Mâle, vue apicale; E, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; E, Spicule, vue ventrale.

A, C : échelle : 500 µ; B : échelle : 100 µ; D : échelle : 25 µ; E, F : échelle : 50 µ.

La femelle de cette variété correspond à la femelle du *Tachygonetria longicollis* de THAPAR et le mâle au mâle du *Tachygonetria pusilla* de THAPAR.

Nous donnons les mensurations et les figures d'une femelle prélevée chez la Tortue marocaine 72 Q :

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,6 mm : largeur maximum : 450 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,75 mm et 3,14 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,82 mm; longueur de la queue : 140 µ.

Chez les mâles, le spicule mesure environ 80 µ, son extrémité postérieure est munie d'une paire de lobes qui lui donnent l'aspect de la fleur de lys; l'aspect général est semblable à celui de la sous-espèce précédente.

Source : MNHN, Paris

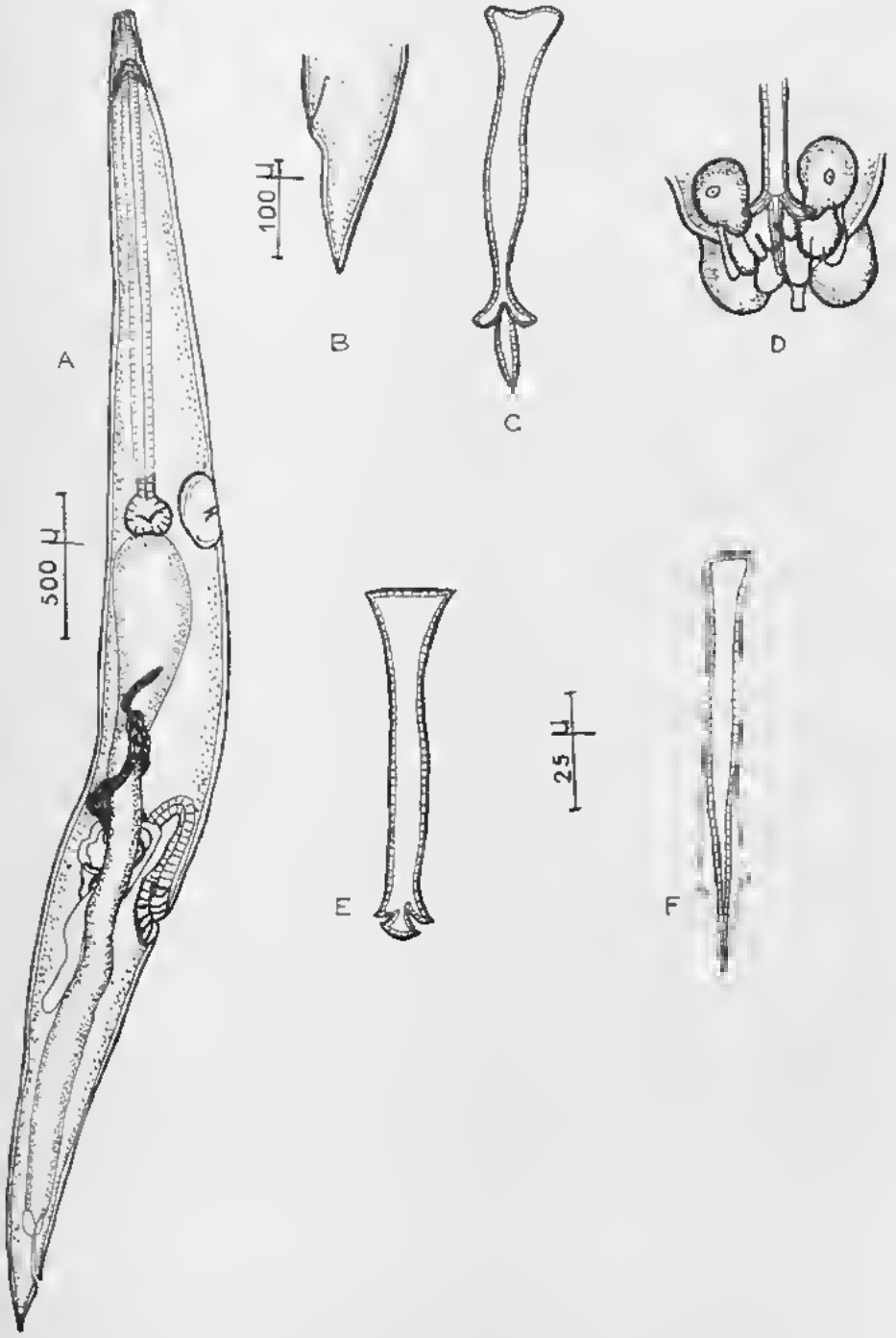


FIG. 65. — A, B, C, D : *Tachygonetria longicollis setosa* (Seurat). A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, queue; C, Spicule, vue ventrale; D, Vue ventrale de la région cloacale. E, Spicule de la variété transcasplenne de *Tachygonetria longicollis pusilla* (Seurat); F, Spicule d'un *Tachygonetria longicollis* iranien (prélevé chez la Tortue 81 Q).
A : échelle : 500 µ; B : échelle : 100 µ; C, D, E, F : échelle : 25 µ.

Source : MNHN, Paris

4° *Variétés trouvées chez les Testudo horsfieldii :*

Nous trouvons chez les *Testudo horsfieldii* 2 sous-espèces qui sont des variétés des sous-espèces *Tachygonetria longicollis longicollis* et *Tachygonetria longicollis pusilla.*

Tachygonetria longicollis longicollis variété des Testudo horsfielddii.

Syn. : *Tachygonetria torticollis* Rees 1935.

Elle se distingue de la variété nord-africaine par une tête plus large (60 μ en moyenne) et une queue plus longue (230 μ en moyenne) chez les femelles.

Nous mettons en synonymie avec cette variété l'espèce *Tachygonetria torticollis* décrite par Rees (1935) chez *Testudo horsfieldii* : le seul caractère qui l'oppose à l'espèce *Tachygonetria longicollis* est en effet la torsion de l'œsophage, or ce caractère nous semble être un artéfact dû à la fixation, l'œsophage s'étant tordu par suite de la contraction du corps.

Tachygonetria longicollis pusilla variété des Testudo horsfieldii. (fig. 65, E)

Elle se distingue de la variété nord-africaine :

— chez les femelles, par une queue plus longue : la longueur de la queue varie entre 320 μ et 450 μ;
— chez les mâles, par un spicule tronqué immédiatement en dessous de la 2e paire de barbillons.

5° *Variétés trouvées chez les Testudo graeca zarudnyi iraniennes.*

Nous avons vu que l'on trouvait chez ces Tortues 2 sortes de femelles (à queue courte et à queue longue), mais uniquement des mâles à spicules lisses, parmi lesquels nous avons cru distinguer des spicules fins et des spicules robustes.

Nous supposons par analogie avec ce qui se passe chez les Tortues nord-africaines que les femelles à queue courte correspondent aux mâles à spicules fins, et que nous avons ainsi la variété iranienne de *Tachygonetria longicollis longicollis* : la longueur des queues chez les femelles de cette variété varie de 200 μ à 250 μ.

Les femelles à queue longue paraissent donc correspondre aux mâles à spicules robustes, et constituer une sous-espèce particulière aux Tortues iraniennes; nous préférons cependant ne pas la désigner nominalement, car notre attribution des mâles aux femelles est trop arbitraire.

La longueur des queues chez les femelles de cette sous-espèce varie de 300 μ à 500 μ.

b) Forme sud-africaine.

Tachygonetria longicollis fitzsimmonsi n. s. sp. (fig. 66)

Nous avons trouvé chez les *Testudo pardalis* sud-africaines une forme vicariante de l'espèce *Tachygonetria longicollis.*

Il semble qu'il n'existe là qu'une seule variété.

L'espèce a été rencontrée chez les *Testudo pardalis* du Jardin Zoologique National de Pretoria et les *Testudo pardalis* du Swaziland (collection Fitzsimmons).

Source : MNHN, Paris

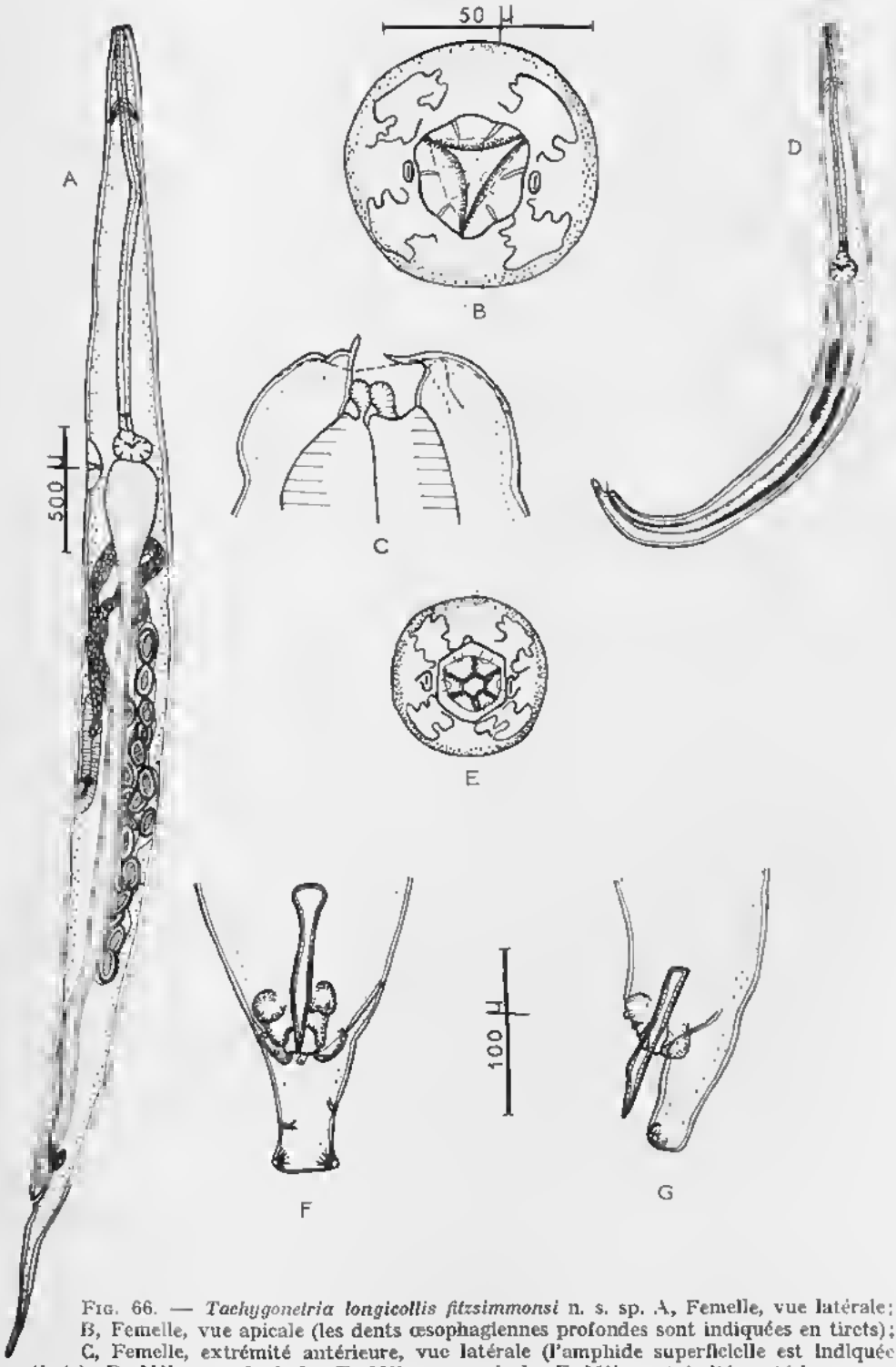


FIG. 66. — *Tachygonetria longicollis fitzsimmonsi* n. s. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale (les dents œsophagiennes profondes sont indiquées en tirets); C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (l'amphide superficielle est indiquée en tirets); D, Mâle, vue latérale; E, Mâle, vue apicale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, D : échelle : 500 µ; B, C, E : échelle : 50 µ; F, G : échelle : 100 µ.

Source : MNHN, Paris

La description correspond aux spécimens de la *Testudo pardalis* 106 Q de Pretoria.

Description :

Principales mensurations d'une femelle longue de 5,4 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 300 µ, 1,76 mm et 3,12 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,7 mm; longueur de la queue : 610 µ; dimensions des œufs : 150 µ/70 µ.

Principales mensurations d'un mâle long de 2,75 mm : largeur maximum : 180 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 200 µ et 1,08 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1 mm; longueur de la queue : 70 µ; longueur du spicule : 100 µ.

L'extrémité apicale, chez le mâle et chez la femelle, et l'extrémité antérieure de l'œsophage présentent le même aspect que dans la forme paléarctique.

La queue du mâle est semblable à celle de la forme paléarctique.

Le spicule est simple, dépourvu de barbillons et son extrémité distale apparaît taillée en biseau en vue latérale.

Discussion :

Cette forme, très voisine des formes paléarctiques de *Tachygonetria longicollis*, s'en distingue chez les femelles par la taille plus grande, la queue plus longue et l'œsophage relativement plus court; les mâles nous paraissent indistinguables.

L'espèce se distingue de *Tachygonetria macrolaimus macrolaimus* et de *Tachygonetria microlaimus*, qui parasitent le même hôte, par la tête plus large et la queue plus courte chez le mâle.

5. **Tachygonetria seurati** n. sp. (fig. 67, 68)

Syn. : *Tachygonetria microlaimus* ♂ sensu Thapar 1925; *Tachygonetria microlaimus* sensu Petter 1961.

Chez certaines *Testudo graeca* d'Afrique du Nord, nous avons trouvé une espèce rare que nous avons décrite en 1961 *b* sous le nom de *Tachygonetria microlaimus*, en raison de la ressemblance de la queue du mâle avec celle de l'espèce décrite par Linstow (1899) chez *Testudo pardalis*. L'étude de la faune des *Testudo pardalis* nous a fait retrouver l'espèce de Linstow, qui est complètement différente de celle-ci; nous donnons donc à l'espèce un nom nouveau : *Tachygonetria seurati*.

Nous en avons donné une description en 1961 *b*. Nous redonnons une planche de figures et les dimensions d'une femelle prélevée chez la Tortue 72 Q, afin de permettre la comparaison avec les femelles des variétés de *Tachygonetria longicollis* prélevées dans la même Tortue et dont nous avons donné les figures (fig 63 à 65).

Principales mensurations d'une femelle longue de 4,12 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,5 mm et 2,6 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,45 mm; longueur de la queue : 300 µ.

Cette espèce est très proche de *Tachygonetria longicollis*; les mâles se distinguent des mâles de cette espèce par une tête plus large et une queue plus longue; les femelles pourraient être confondues avec les femelles de la sous-espèce de grande taille, *Tachygonetria longicollis setosa*; elles s'en distinguent par une tête plus large, une queue beaucoup plus longue et effilée, et une structure apicale différente.

Source : MNHN, Paris

La structure apicale de la femelle de *Tachygonetria microlaimus* rappelle celle de la femelle de *Alaeuris numidica*, les 2 espèces se distinguent cependant par la longueur des queues.

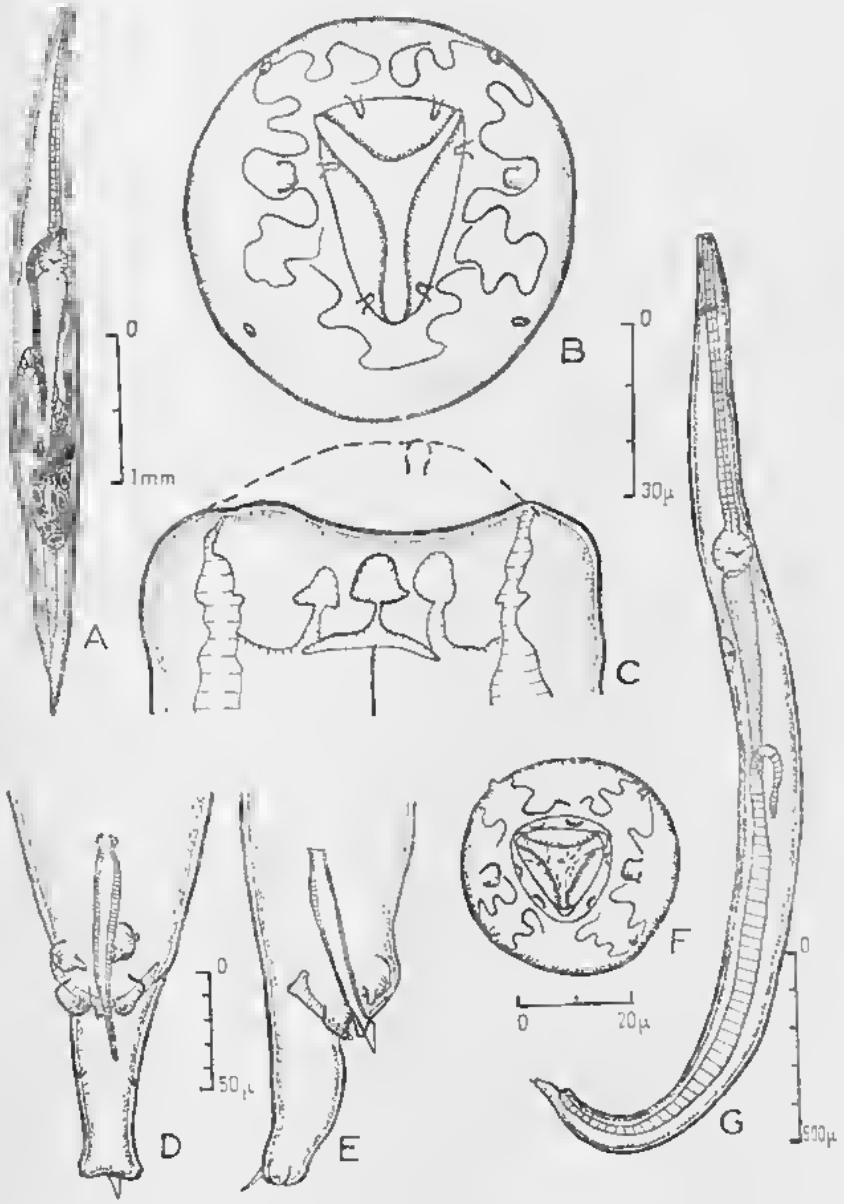


FIG. 67. — *Tachygonetria scurali* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (les traits en tirets sont les traits de surface); D, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; E, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; F, Mâle, vue apicale; G, Mâle, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

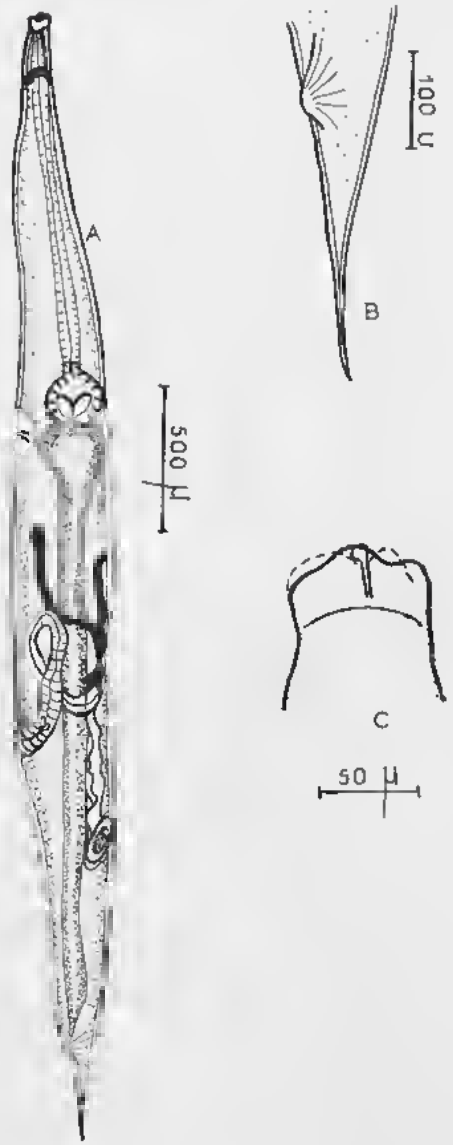


FIG. 68. — *Tachygonetria seurati* n. sp. Femelle prelevée chez la Tortue 72 Q. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, queue; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale.

6. **Tachygonetria conica** (Drasche 1884)

Syn. : *Oxyuris conica* Drasche 1884; *Tachygonetria conica* ♀ sensu Thapar 1925 et Dubinina 1949, nec ♂ sensu Thapar 1925 et Dubinina 1949; *Tachygonetria longicollis* ♂ sensu Thapar 1925 et Dubinina 1949; *Tachygonetria stylosa* ♂ sensu Thapar 1925; *Tachygonetria lobata* Dubinina 1949.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce est caractérisée par sa bouche munie de 3 grandes lèvres hyalines dressées, qui donnent à l'extrémité antérieure une forme conique.

Elle est signalée chez *Testudo graeca* par DRASCHE, SEURAT, THAPAR, SCHAD, et chez *Testudo horsfieldii* par DUBININA.

D'après les mensurations et les figures données par THAPAR, nous avons constaté que les mâles qu'il attribue à l'espèce *Tachygonetria conica* sont en réalité ceux de *Tachygonetria macrolaimus*, alors qu'il attribue les mâles de *Tachygonetria conica* aux espèces *Tachygonetria longicollis* et *Tachygonetria stylosa*.

DUBININA suit les attributions de THAPAR en ce qui concerne *Tachygonetria conica* et *Tachygonetria longicollis*; de plus, elle décrit une nouvelle espèce, *Tachygonetria lobata*, caractérisée par la présence de 3 languettes dressées au-dessus de l'extrémité apicale; or, nous avons observé un aspect tout à fait semblable à ses figures de l'extrémité antérieure de *Tachygonetria lobata* chez des spécimens de *Tachygonetria conica* mal fixés et dont l'extrémité antérieure de l'œsophage a sailli hors de la bouche; les 3 languettes dressées sont les dents œsophagiennes et les 3 lobes cuticulaires situés en dessous sont les 3 lèvres transparentes retroussées vers l'arrière par la saillie de l'œsophage; nous mettons donc *Tachygonetria lobata* en synonymie avec *Tachygonetria conica*.

Nous avons trouvé l'espèce chez toutes les Tortues de la région paléarctique que nous avons autopsiées.

Nous en avons donné une description en 1961 *a*; nous ferons ici quelques nouvelles remarques :

— Il existe par-dessus la lèvre supérieure du cloaque une membrane ventrale superficielle découpée en 5 lobes allongés; sur certains spécimens, chacun de ces lobes est lui-même bilobé.

— La longueur de la queue des femelles varie avec l'hôte : chez les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes, elle mesure de 500 µ à 600 µ (au lieu de 350 µ chez les Tortues algériennes et marocaines).

— Le spicule, long et très mince, mesure en général de 110 µ à 130 µ; cependant, chez certains spécimens, il peut être beaucoup plus long : ainsi, chez un mâle trouvé chez la *Testudo horsfieldii* 62 Q, il mesure 185 µ.

— La queue du mâle est chez certains spécimens pourvue d'une pointe hyaline de forme et de longueur variables : elle peut être réduite à un petit bouton, former une courte pointe conique ou une pointe hyaline longue et fine.

— Il semble d'ailleurs que l'espèce *Tachygonetria conica* présente comme *Tachygonetria longicollis* une tendance à se fragmenter en sous-espèces : chez certaines Tortues, nous avons distingué 2 sous-espèces présentant les mêmes lèvres buccales dressées, mais différant par la grosseur de la tête et la longueur de la queue. Nous donnons les figures et les mensurations d'une femelle de chaque forme prélevée chez la Tortue marocaine 72 Q :

— *Forme à tête large : Tachygonetria conica conica* (fig. 69, 70, A, B, C, D,) :

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,7 mm : largeur maximum : 350 µ; anneau nerveux et vulve situés respectivement à 250 µ et 2,35 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,35 mm; longueur de la queue : 340 µ.

Source : MNHN, Paris

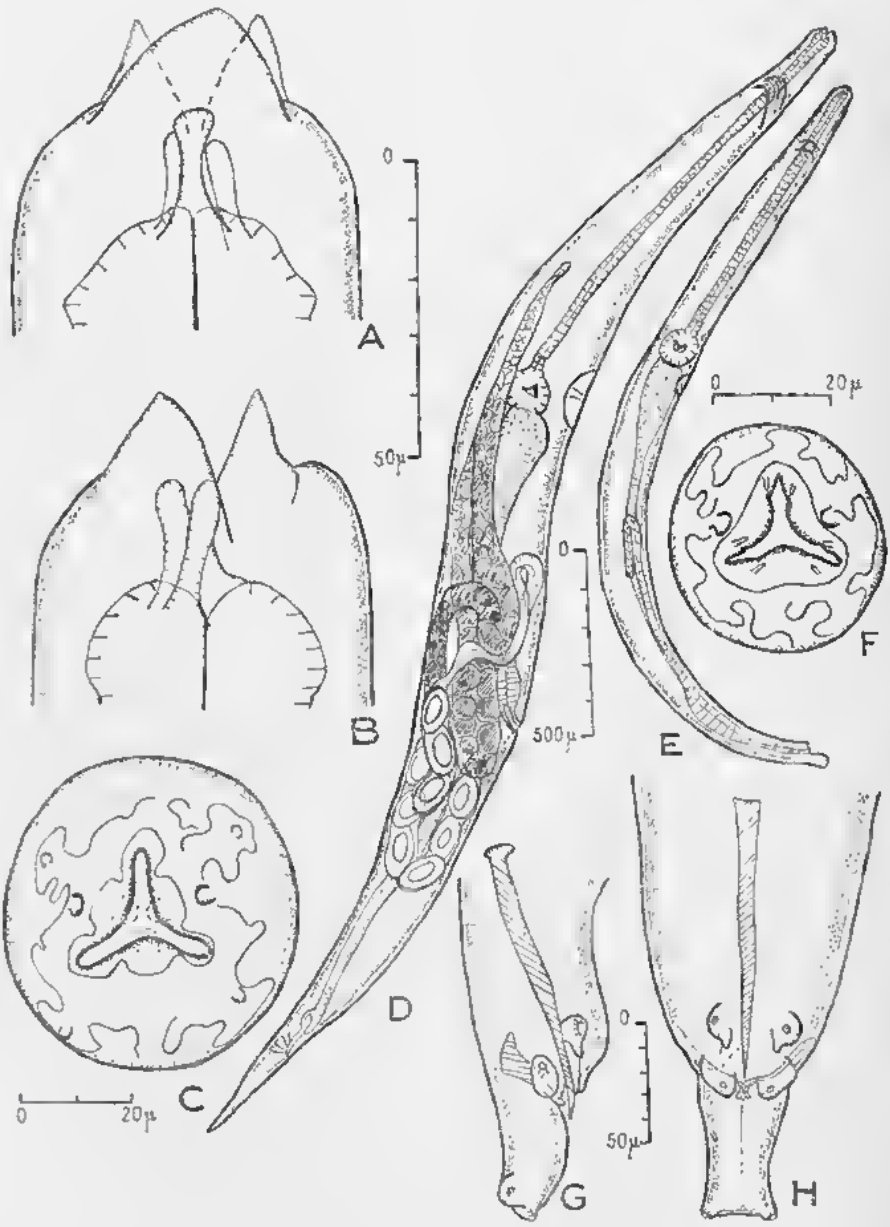


FIG. 69. — *Tachygonetria conica conica* (Drasche). A, Femelle, extrémité apicale, vue dorsale; B, Femelle, extrémité apicale, vue latérale; C, Femelle, vue apicale; D, Femelle, vue latérale; E, Mâle, vue latérale; F, Mâle, vue apicale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

— *Forme à tête fine : Tachygonetria conica nicollei* (Seurat 1918) (fig. 70, E, F, G,) :

Principales mensurations d'une femelle longue de 2,9 mm : largeur maximum : 250 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 200 µ, 1,15 mm et 1,85 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,26 mm; longueur de la queue : 300 µ.

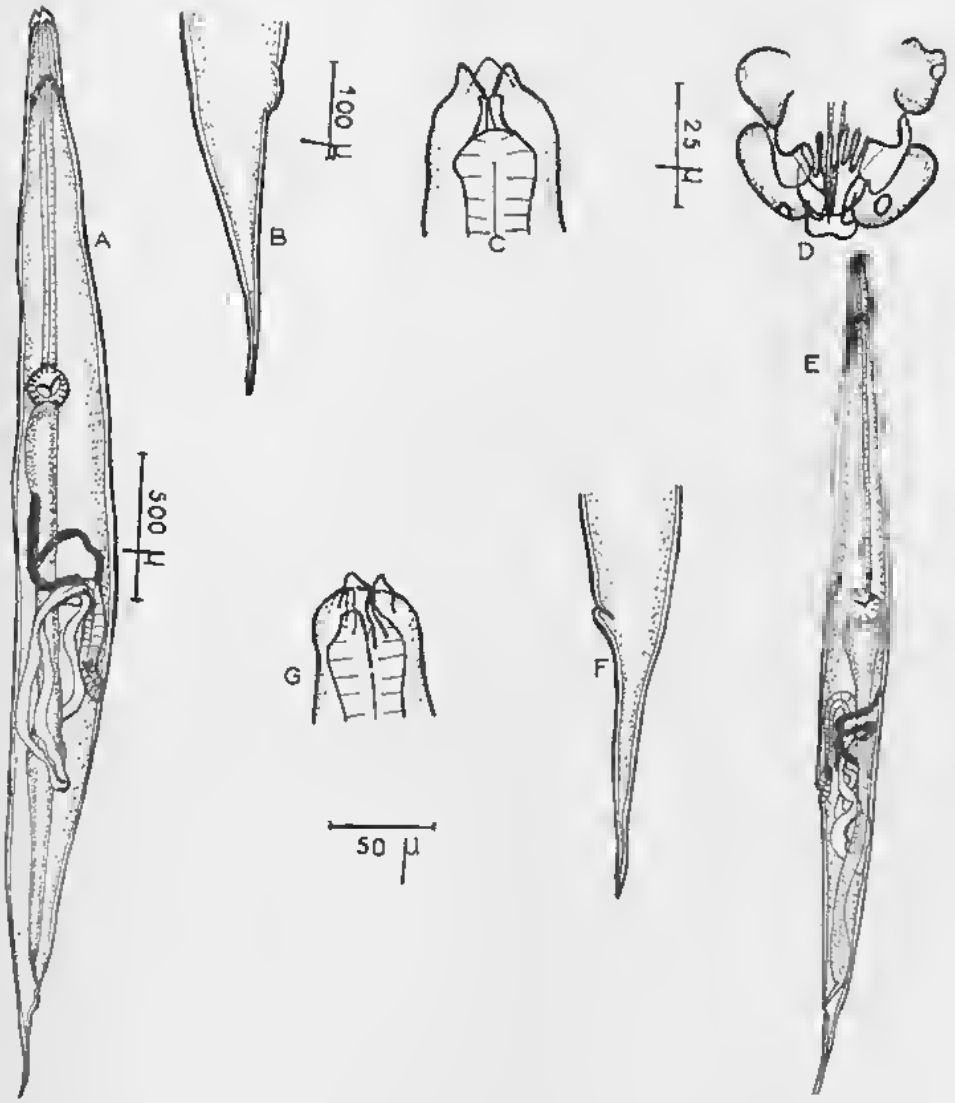


FIG. 70. — A, B, C, D : *Tachygonetria conica conica* (Drasche). Spécimen prélevé chez la Tortue 72 Q. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, queue; C, Femelle, extrémité antérieure, vue médiane; D, Vue ventrale de la région cloacale.

E, F, G : *Tachygonetria conica nicollei* (Seurat). Spécimen prélevé chez la Tortue 72 Q. E, Femelle, vue latérale; F, Femelle, queue; G. Femelle, extrémité antérieure, vue médiane.

A, E : échelle : 500 µ; B, F : échelle : 100 µ; C, G : échelle : 50 µ; D : échelle : 25 µ.

Source : MNHN, Paris

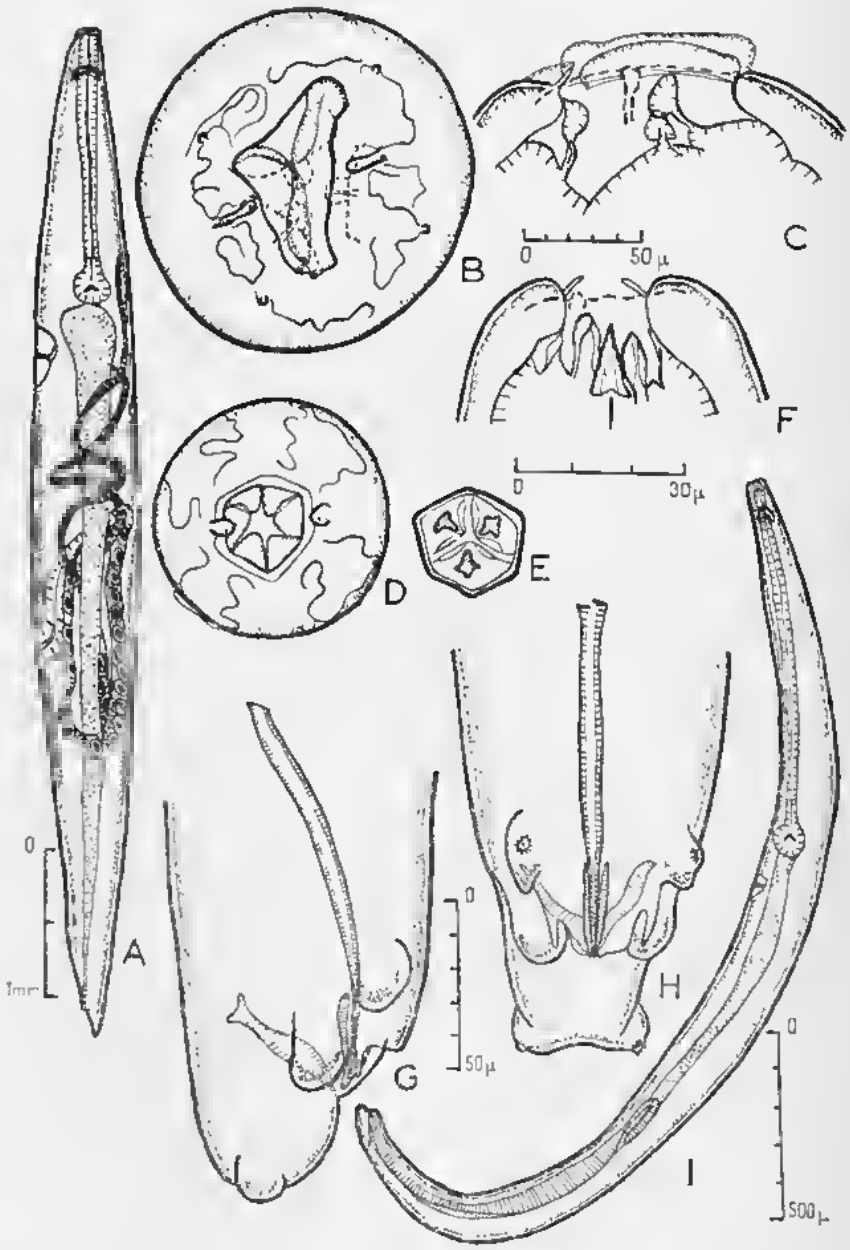


FIG. 71. — *Tachygonetria robusta* (Drasche). A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale; C, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale (les traits en tirets sont les traits de surface); D, Mâle, vue apicale; E, Mâle, section transversale de la cavité buccale; F, Mâle, extrémité antérieure, vue latérale; G, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; I, Mâle, vue latérale. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

La sous-espèce à tête fine est en moyenne plus petite que la sous-espèce à grosse tête, et paraît donc correspondre à l'espèce *Tachygonetria nicallei* de SEURAT, qui avait été mise en synonymie avec *Tachygonetria conica*.

7. **Tachygonetria robusta** (Drasche 1884) (fig. 71, 72)

Syn. : *Oxyuris robusta* Drasche 1884; *Oxyuris draschei* Stossich 1898; *Mehdiella microstoma* Seurat 1918 pro parte; *Tachygonetria microstoma* Thapar 1925 pro parte; *Oxyuris lata* FORSTNER 1960.

Cette espèce est caractérisée par son corps robuste, sa tête très large et sa queue très courte dans les 2 sexes.

Elle est signalée chez *Testudo graeca* par DRASCHE, BAYLIS, FORSTNER et SCHAD, chez *Testudo leithii* par BAYLIS et chez *Testudo horsfieldii* par DUBININA.

FIG. 72. — *Tachygonetria robusta* (Drasche). Région cloacale, vue ventrale.

FORSTNER (1960) décrit les femelles d'une nouvelle espèce, *Oxyuris lata*; or, la description et la photographie qu'il en donne correspondent parfaitement aux femelles de *Tachygonetria rabusta*; en particulier, nous avons observé sur les femelles de *Tachygonetria robusta* la division de l'œsophage en 2 parties distinctes qu'il signale comme le principal caractère distinctif d'*Oxyuris lata*; nous mettons donc les 2 espèces en synonymie.

Nous avons trouvé l'espèce chez les *Testudo graeca graeca* algériennes et marocaines, les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes et les *Testudo horsfieldii*.

Nous en avons donné une description en 1961 (*b*); nous reproduisons la planche de figures correspondante et nous donnons une vue ventrale de la région cloacale montrant la membrane superficielle dont le bord est droit.

Signalons que la queue de certains spécimens mâles est munie d'une fine pointe hyaline.

8. **Tachygonetria numidica** Seurat 1918 (fig. 73, 74)

Syn. : *Tachygonetria macrolaimus* sensu Thapar 1925.

L'espèce est caractérisée par son corps mince, son œsophage court et sa queue longue et étroite.

Elle est signalée chez *Testudo graeca* par SEURAT, THAPAR (sous le nom de *Tachygonetria macrolaimus*) et SCHAD.

Source : MNHN, Paris

Nous l'avons trouvée uniquement chez les *Testudo graeca* algériennes et marocaines.

Nous en avons donné une description en 1961 *a*; nous reproduisons la planche de figures correspondante; nous donnons de plus une vue ventrale de la région cloacale montrant la membrane superficielle à bord déchiqueté et une vue apicale de la femelle : une étude plus approfondie de celle-ci

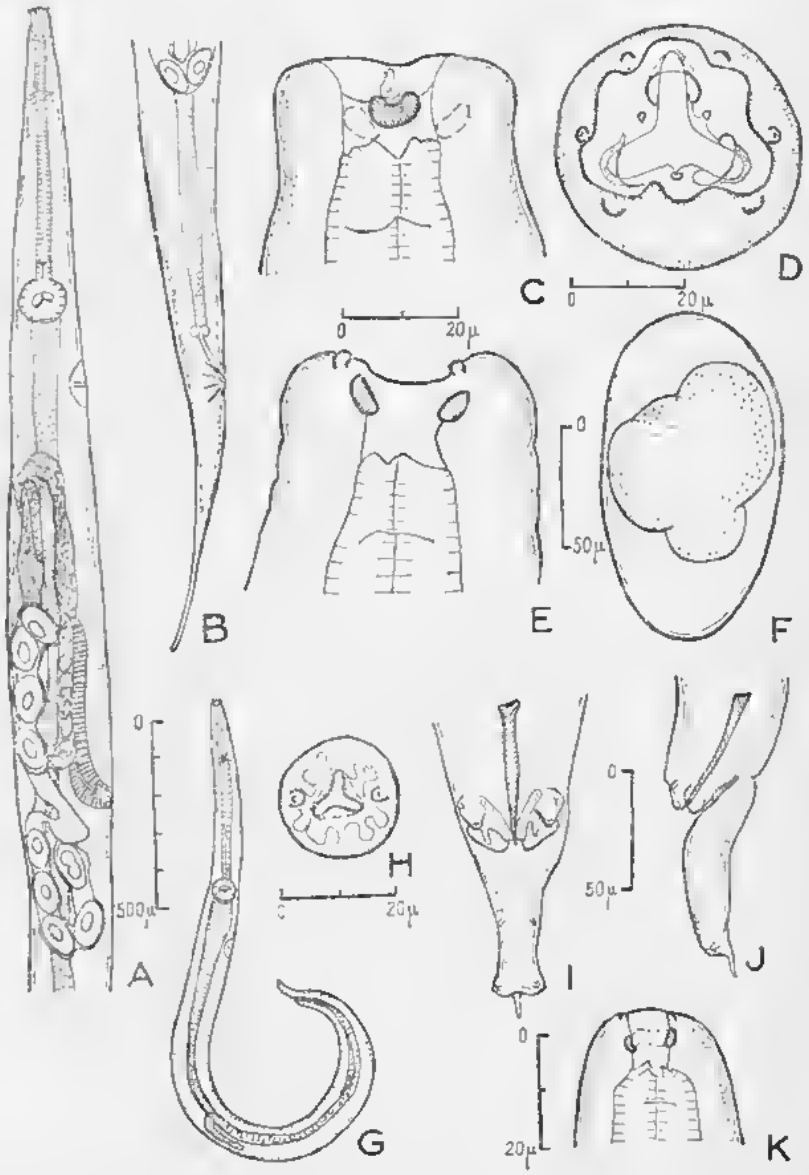


FIG. 73. — *Tachygonetria numidica* Seurat. A, Femelle, portion antérieure, vue latérale; B, Femelle, portion postérieure, vue latérale; C, Femelle, extrémité apicale, vue médiane; D, Femelle, vue apicale; E, Femelle, extrémité apicale, vue latérale; F, Œuf; G, Mâle, vue latérale; H, Mâle, vue apicale; I, Mâle, vue ventrale; J, Mâle, vue latérale; K, Mâle, extrémité apicale, vue médiane. D'après PETTER, 1961.

Source : MNHN, Paris

nous a en effet montré que la bouche est en réalité triradiée comme celle de *Tachygonetria macrolaimus*; ce que nous avions pris pour la bouche dans la précédente description est en réalité un rebord de la surface apicale.

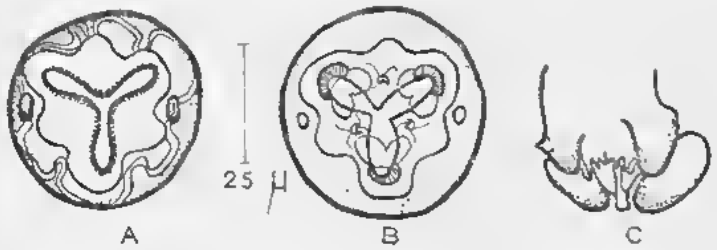


Fig. 74. — *Tachygonetria numidica* Seurat. A, Femelle, vue apicale superficielle; B, Femelle, vue apicale profonde; C, Vue ventrale de la région cloacale.

9. **Tachygonetria weissi** Seurat 1918

Cette espèce est décrite par Seurat chez les *Testudo graeca* tunisiennes et n'a jamais été retrouvée depuis.

10. **Tachygonetria testudinis** Walton 1942 (fig. 75)

Cette espèce est parasite d'une Tortue des Galapagos (*Testudo elephantopus* Harlan ?) aux îles Galapagos.

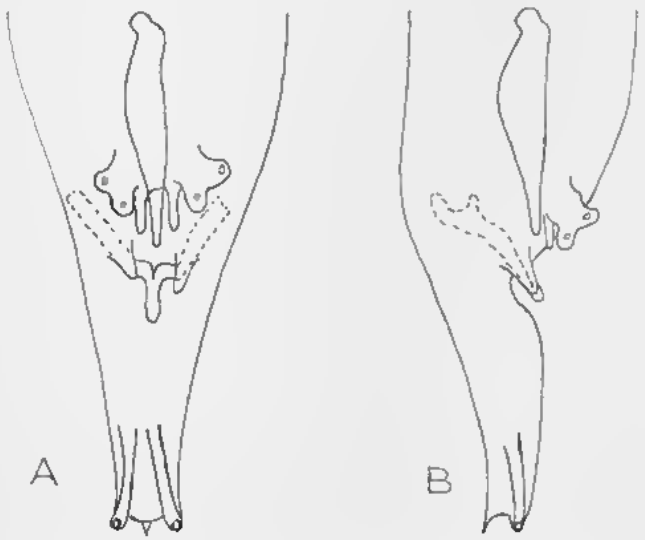


Fig. 75. — *Tachygonetria testudinis* Walton. A, Queue du mâle, vue ventrale; B, Queue du mâle, vue latérale. D'après Walton, 1942.

Source : MNHN, Paris

11. **Tachygonetria tetrapapillata** Caballero 1944 (fig. 76)

Cette espèce est parasite de *Gopherus polyphemus* au Mexique.

D'après la description et les figures de CABALLERO, cette espèce a l'air très proche de l'espèce *Tachygonetria macrolaimus* et peut-être en constitue-t-elle une forme vicariante américaine.

Nous avons eu l'occasion d'examiner quelques spécimens femelles d'Oxyures récoltés chez une *Gopherus polyphemus* et envoyés par le Professeur CABALLERO et nous y avons trouvé au moins 3 espèces différentes; les *Gopherus polyphemus* possèdent donc une faune constituée de nombreuses espèces comparable à celle des Tortues terrestres des autres régions; en l'absence de mâles, nous ne savons pas à quels genres attribuer ces espèces et nous préférons attendre de posséder un matériel plus abondant pour les décrire.

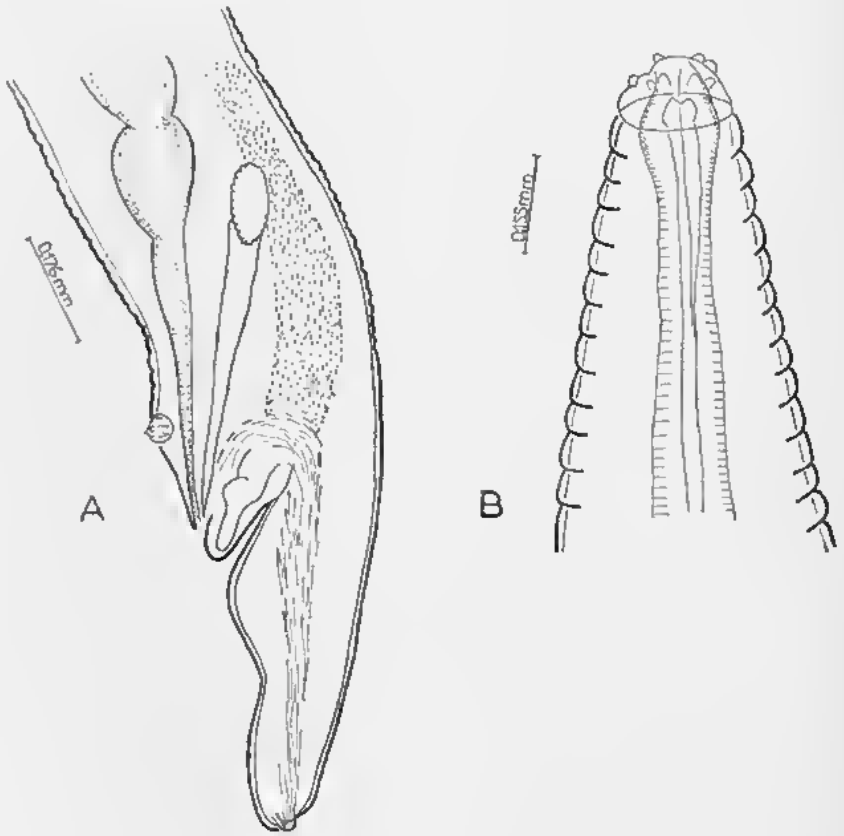


FIG. 76. — *Tachygonetria tetrapapillata* Caballero. A, Extrémité caudale d'un mâle montrant les papilles, le spicule et la pièce accessoire; B, Extrémité céphalique d'une femelle, vue latérale. D'après CABALLERO, 1944.

12. **Tachygonetria verreauxi** n. sp. (fig. 77)

Cette espèce a été trouvée chez une *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley (Z 203 collection ORTLEPP). Elle se trouvait associée à plusieurs types de mâles et de femelles et nous avons apparié les 2 sexes en raison de la ressemblance des structures apicales (voir p. 18).

Source : MNHN, Paris

Description :

Espèce à œsophage long, à corps robuste chez les femelles.

Bouche triangulaire, munie de 3 lèvres transparentes; 2 amphides latérales; cycle interne de 6 papilles; cuticule de l'extrémité apicale ornée de lignes sinueuses dessinant 4 anses submédianes.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents dressées.

Femelle : Le corps des femelles est robuste, avec une extrémité antérieure fine. L'extrémité antérieure de l'œsophage est bordée intérieurement de lames denticulées.

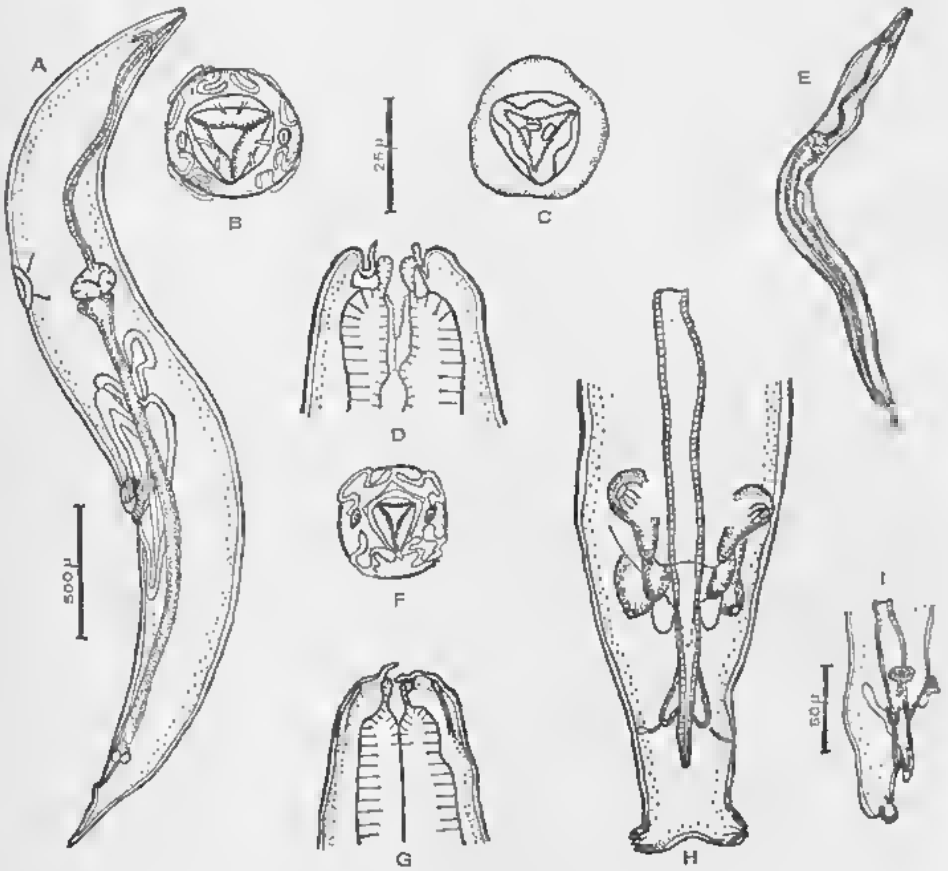


FIG. 77. — *Tachygonetria perreauxi* n. sp. A, Femelle, vue latérale; B, Femelle, vue apicale superficielle; C, Femelle, vue apicale profonde; D, Femelle, extrémité antérieure, vue médiane; E, Mâle, vue latérale; F, Mâle, vue apicale; G, Mâle, extrémité antérieure, vue médiane; H, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale; I, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale.

A, E : échelle : 500 µ; B, C, D, F, G, H : échelle : 25 µ; I : échelle : 50 µ.

La vulve est légèrement postérieure au milieu du corps; appareil génital du type habituel.

Queue conique.

Principales mensurations d'une femelle longue de 3,7 mm : largeur maximum : 500 µ; anneau nerveux, pore excréteur et vulve situés respectivement à 150 µ, 1,2 mm et 2,1 mm de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 1,32 mm; longueur de la queue : 250 µ.

Source : MNHN, Paris

Mâle : Les mâles sont petits et minces. Queue dorsale tronquée à l'extrémité et portant une paire de papilles latérales aux angles de l'extrémité tronquée; phasmides à 25 μ de l'extrémité.

3 paires de papilles au niveau du cloaque; la paire antérieure est munie d'un petit lobe postérieur; lèvre supérieure du cloaque bilobée; lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique; par-dessus la lèvre supérieure, on observe une membrane ventrale superficielle à bord droit.

Spicule muni au voisinage de son extrémité distale de 2 lobes latéraux; gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 1,78 mm : largeur maximum : 150 μ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 150 μ et 750 μ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 700 μ; longueur de la queue : 60 μ; longueur du spicule : 100 μ.

Discussion :

Par l'extrémité caudale du mâle, l'espèce appartient au genre *Tachygonetria*; elle est proche de *T. longicollis*, et plus précisément, par son spicule muni de 2 lobes latéraux, de *T. l. setosa*. La fine bordure denticulée de l'extrémité antérieure de l'œsophage la distingue de cette espèce.

13. **Tachygonetria longispiculum** n. sp. (fig. 78)

A côté de l'espèce précédente, nous avons trouvé chez la *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley (Z 203 collection ORTLEPP) des mâles appartenant à une autre espèce du genre *Tachygonetria*; nous n'avons pas trouvé de femelle correspondant à ces mâles; le spécimen femelle que nous décrivons plus loin ne présente aucun caractère qui nous permette de l'attribuer à ces mâles et ne paraît pas leur correspondre pour des raisons de fréquence relative : nous ne l'avons en effet trouvé qu'une fois dans le lot d'Oxyures que nous avons examiné, alors que les mâles décrits ci-dessous sont relativement fréquents.

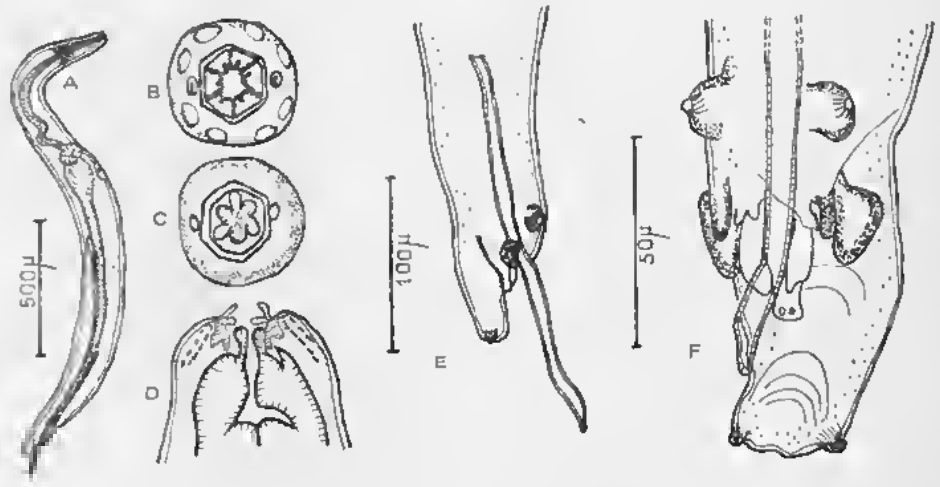


FIG. 78. — *Tachygonetria longispiculum* n. sp. A, Mâle, vue latérale; B, Mâle, vue apicale superficielle; C, Mâle, vue apicale profonde; D, Mâle, extrémité antérieure, vue médiane; E, Mâle, extrémité postérieure, vue latérale; F, Mâle, extrémité postérieure, vue ventrale.

A : échelle : 500 μ; B, C, D, F : échelle : 50 μ; E : échelle : 100 μ.

Source : MNHN, Paris

Description :

Mâles de petite taille, à œsophage long et mince.

Bouche hexagonale, munie de 6 lèvres transparentes, dont chacune est incisée en son milieu; 2 amphides latérales et 8 papilles disposées en cercle.

Extrémité antérieure de l'œsophage munie de 3 dents dressées; une section transversale au niveau de l'extrémité antérieure montre que sa paroi interne forme 6 lobes.

Queue dorsale tronquée à l'extrémité et portant une paire de papilles latérales aux angles de l'extrémité.

3 paires de papilles au niveau du cloaque; lèvre supérieure du cloaque bilobée; lèvre inférieure prolongée en un mamelon tronconique assez long et portant une paire de petites papilles à son extrémité; par-dessus la lèvre supérieure du cloaque, on observe une membrane ventrale superficielle formant plusieurs lobes.

Spicule de forme simple, très long et mince; gubernaculum en V.

Principales mensurations d'un mâle long de 1,8 mm : largeur maximum : 180 µ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 150 µ et 750 µ de l'extrémité antérieure; longueur de l'œsophage : 800 µ; longueur de la queue : 50 µ; longueur du spicule : 230 µ.

Discussion :

Ces mâles ressemblent beaucoup d'aspect aux mâles de l'espèce précédente; ils s'en distinguent par la longueur de leur spicule qui de plus est dépourvu de lobes latéraux.

H. — *OXYURIS* sp. n° 2 (fig. 79)

Chez la *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley (collection ORTLEPP), nous avons trouvé un spécimen femelle de très grande taille, auquel nous n'avons pu faire correspondre aucun mâle; nous ne pouvons donc l'attribuer à un genre précis.

Description :

Cette femelle mesure 9 mm, a un corps mince et une tête nettement séparée du reste du corps par un sillon.

La bouche est triangulaire et munie de 3 lèvres transparentes; il existe 2 amphides et 4 papilles submédianes.

En dessous de la bouche, se trouve une petite cavité buccale haute de 20 µ, à paroi chitinoïde.

La vulve est en position à peu près médiane; l'œsophage mesure 2,1 mm et la queue conique mesure 600 µ.

Discussion :

Cette espèce rappelle par son corps long est mince les femelles de *Meldiella longissima*, parasite de *Testudo horsfieldii*. Elle s'en distingue cependant par son œsophage long et par sa petite cavité buccale chitinoïde.

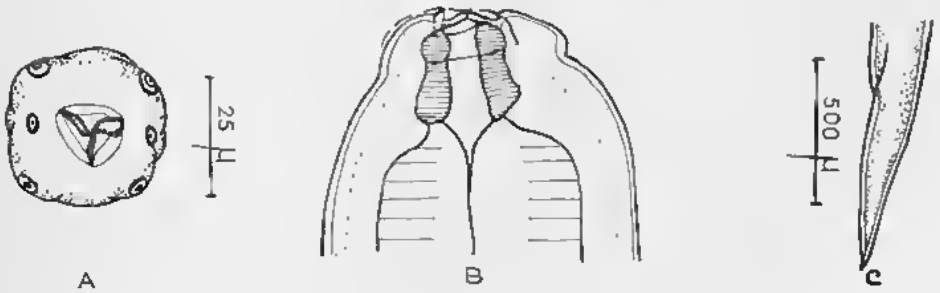


FIG. 79. — *Oxyuris* sp. n° 2. A, Femelle, vue apicale; B, Femelle, extrémité antérieure, vue latérale; C, Femelle, queue.

A, B : échelle : 25 µ; C : échelle : 500 µ.

Source : MNHN, Paris

	Région paléarctique						Afrique Occ. et Équat.				Afrique du Sud							
	Europe		Afrique du Nord	Iran	Turkestan	Indo-Malaisie	Viet-Nam	Guinée	Libéria	Afrique Centrale	Congo	Nyassaland	Swaziland	Kimberley	Madagascar		Amérique du Nord	Amérique du Sud
	Testudo hermanni	Testudo graeca ibera	Testudo graeca graeca	Testudo graeca zarudnyi	Testudo horsfieldii	Testudo emys	Testudo elongata	Kinixys belliana	Kinixys belliana	Kinixys erosa	Kinixys erosa	Kinixys belliana	Kinixys australis	Testudo tentoria verreauxi	Homopus femoralis	Testudo radiata	Pyxis arachnoides	Gopherus polyphemus	Testudo tabulata
Atractis d. dactyluris	+	+	+																
Atractis d. baltazardi																			
Atractis d. dubininae					+														
Atractis emilii		+																	
Atractis africana										+				+					
Atractis fasciolata								+											
Atractis chabaudi							+												
Atractis granulosa																			
Atractis impura																		+	+
Atractis thapari																+			
Atractis morinae								+		+									
Atractis perarmata							+										+		
Orientatractis levanhoai																			
Labiduris brygooi												+	−	−					
Labiduris africana																			
Labiduris gulosa																			
Labiduris zschokkei																			
Lahlduris irmeuta																			
Ibrahimia ibrahimi															+				
Fitzsimmonsnema reptiliae																			
Raillietnema kinixys													+1						
Raillietnema bainae										+									

TABLEAU N° 2 : Répartition géographique des espèces d'*Atractidae* chez les *Testudinidae*.

Source : MNHN, Paris

	Région paléarctique						Afrique du Sud			Madagascar		Amérique du Nord	Galapagos	
	Europe		Afrique du Nord	Égypte	Iran	Turkestan	Swaziland	Victoria West	Kimberley					
	Testudo hermanni	Testudo graeca ibera	Testudo graeca graeca	Testudo kleinmanni	Testudo graeca zarudnyi	Testudo horsfieldii	Testudo pardalis	Testudo pardalis	Testudo tentoria verreauxi	Testudo radiata	Pyxis arachnoides	Gopherus polyphemus	Testudo elephantopus	
Thelastomoïdes vernustus												+		
Thelastomoïdes longicollis												+		
Thelastomoïdes brevicollis												+		
Thelandros p. pyxis														
Thelandros p. dolichurus														
Thelandros ortleppi									+					
Thelandros v. versterae														
Thelandros v. weilleae														
Thelandros v. teheprakovae														
Oxyuris sp. n° 1														
Thelandros sexlabiata									+					
Ortleppnema possompesi														
Ortleppnema radiatum														
Thaparia macrospiculum								+						
Thaparia t. thaparl	+	+	+			+								
Thaparia t. australis							+							
Thaparia domerguei											+			
Thaparia contortospicula													+	
Alaeuris n. numidica			+			+								
Alaeuris n. madagascariensis										+	+			
Alaeuris dupuisi										+	+			
Alaeuris q. quadrilabiata									+					
Alaeuris q. insularis										+	+			
Alaeuris poweri									+					
Alaeuris conspicua									+					
Alaeuris macroptera													+	
Alaeuris auricularis													+	
Alaeuris pharyngodentata													+	

TABLEAU N° 3 : Répartition géographique des espèces appartenant aux genres *Thelastomoides*, *Thelandros*, *Ortleppnema*, *Thaparia* et *Alaeuris* chez les *Testudinidae*.

Source : MNHN, Paris

	Région paléarctique								Afrique du Sud			Madagascar		Amérique du Nord	Galapagos
	Europe		Afrique du Nord	Egypte	Iran	Turkestan	Swaziland	Victoria West	Kimberley						
	Testudo hermanni	Testudo graeca ibera	Testudo graeca graeca	Testudo kleinmanni	Testudo graeca zarudnyi	Testudo horsfieldii	Testudo pardalis	Testudo pardalis	Testudo tentoria verreauxi	Testudo radiata	Pyxis arachnoides	Gopherus polyphemus	Testudo elephantopus
Mehdiella cristata										+	+		
Mehdiella uncinata		+	+	+	+	+							
Mehdiella microstoma	+	+	+		+	+							
Mehdiella longissima						+							
Mehdiella s. stylosa	+	+	+		+	+							
Mehdiella s. dolffusi										+	+		
Mehdiella grassei										+			
Tachygonetria d. dentata	+	+	+	+	+	+							
Tachygonetria d. quentini								+	+				
Tachygonetria d. richardae										+	+		
Tachygonetria d. sub. sp.							+						
Tachygonetria m. macrolaimus							+						
Tachygonetria m. palearcticus	+		+		+	+							
Tachygonetria m. dessetae										+	+		
Tachygonetria microlaimus							+						
Tachygonetria l. longicollis	+		+		+	+							
Tachygonetria l. setosa	+		+										
Tachygonetria l. pusilla	+		+			+							
Tachygonetria l. litzsimmonsi							+						
Tachygonetria seurati			+										
Tachygonetria c. conica	+	+	+		+	+							
Tachygonetria c. nicollei			+										
Tachygonetria robusta	+		+	+	+	+							
Tachygonetria numidica			+										
Tachygonetria welssi			+										
Tachygonetria testudinis													+
Tachygonetria tetrapapillata												+	
Tachygonetria verreauxi									+				
Tachygonetria longispiculum									+				
Oxyuris sp. n° 2									+				

TABLEAU N° 4 : Répartition géographique des espèces appartenant aux genres *Mehdiella* et *Tachygonetria* chez les *Testudinidae*.

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV

LES PHÉNOMÈNES DE SPÉCIATION

L'étude systématique qui précède apporte des matériaux qui permettent de mettre en évidence, aussi bien chez les Atractides que chez les Oxyures, des phénomènes de spéciation, d'une part une spéciation géographique, aboutissant à la formation d'espèces vicariantes, d'autre part une spéciation cladique, aboutissant á un foisonnement d'espéces très voisines à l'intérieur d'un même hóte.

A. — La spéciation géographique

La spéciation géographique aboutit, à partir d'une forme ancestrale commune, par suite de l'éloignement géographique des hôtes, à l'individualisation de formes vicariantes, présentant de grandes affinités morphologiques, mais différant par quelques caractères, et qui se correspondent chez des hôtes de régions isolées les unes des autres.

L'existence de telles formes vicariantes chez des hôtes de 2 régions séparées implique que la forme ancestrale existait avant la séparation des régions, et peut donc donner des indications sur l'ancienneté des espèces.

Nous passerons d'abord en revue les différents cas de vicariance observés, puis nous dégagerons les conséquences biogéographiques qui paraissent pouvoir s'en déduire.

1. Les cas observés

Nous trouvons dans la faune de Nématodes du côlon des *Testudinidae* plusieurs cas de vicariance trés nets, tant chez les Atractides que chez les Oxyures :

a) *Chez les Atractides*

Le cas le plus frappant nous est offert par le genre *Atractis* : celui-ci est en effet représenté chez les Tortues terrestres de toutes les régions du Monde, et chaque région possède son espèce ou sa sous-espèce propre, différant des autres par quelques caractéres; nous avons vu en particulier que l'ornementation ventrale de la partie postérieure du mâle présente un aspect différent dans chaque région ou même sous-région géographique, les mâles parasitant les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes, les *Testudo horsfieldii* transcaspiennes et les *Testudo graeca graeca* nord-africaines n'ayant pas la méme ornementation (voir fig. 5); chez les espèces de régions plus éloignées, à la différence d'ornementation ventrale s'ajoute une différence dans la longueur des queues, les espéces à queue courte, donc les plus évoluées, se trouvant dans la région paléarctique.

Chez les Atractides, un autre cas de vicariance est celui du genre *Labiduris*, qui posséde 3 espéces américaines, une espèce africaine et une

Source : MNHN, Paris

espèce malgache, présentant la même extrémité apicale munie d'ailes ventrales frangées, mais différant par le nombre des papilles précloacales et la longueur de la pointe caudale du mâle. A la différence du genre *Atractis*, le genre *Labiduris* n'est pas représenté chez les Tortues paléarctiques.

b) *Chez les Oxyurides*

Nous rencontrons chez les Oxyurides des cas de vicariance entre espèces appartenant à des continents différents, et des cas de vicariance à un échelon plus limité, entre espèces appartenant à différentes régions d'un même continent.

1) A l'échelon des continents :

C'est le genre *Thaparia* qui présente la plus vaste répartition de formes vicariantes : il en existe une forme paléarctique, 2 formes sud-africaines, une forme malgache et une forme aux Galapagos. Toutes ces formes présentent le même œsophage en 2 parties à peu près égales et le même type de structure apicale très spécialisée, et dérivent donc vraisemblablement d'une même forme ancestrale; elles diffèrent par la longueur du spicule, la présence ou l'absence d'ailes caudales chez le mâle, la position de la vulve, et ici encore il semble que la forme paléarctique, qui a pris l'allure d'un *Tachygonetria*, soit la plus évoluée.

Dans le cas de *Thaparia*, la vicariance est au niveau spécifique; les autres cas de vicariance sont au niveau sub-spécifique : *Tachygonetria dentata* et *T. macrolaimus* présentent chacune une forme paléarctique, une forme sud-africaine et une forme malgache; chez *Alaeuris numidica* et *Mehdiella stylosa*, 2 formes seulement sont connues, une paléarctique et une malgache; *Tachygonetria longicollis* présente seulement, à côté des formes paléarctiques, une forme sud-africaine, et n'est pas représentée à Madagascar; *Alaeuris quadrilabiata* par contre ne se rencontre pas dans la zone paléarctique et possède seulement une forme sud-africaine et une forme malgache; chez ces espèces, les différentes formes sont extrêmement proches et la distinction des sous-espèces est quelquefois difficile; elle repose sur de légères différences dans la forme et la longueur des queues et des spicules, sur la présence ou l'absence d'un repli semi-lunaire surplombant la vulve, ou sur la forme des papilles céphaliques.

2) A l'échelon régional.

Dans la zone paléarctique, la sous-espèce *Tachygonetria longicollis pusilla* présente 2 formes vicariantes, l'une nord-africaine, l'autre transcaspienne : dans la forme nord-africaine, le spicule à 2 paires de barbillons se termine en pointe, alors qu'il est tronqué après la 2e paire de barbillons dans la forme transcaspienne.

A Madagascar, nous trouvons 3 cas de vicariance entre les parasites de la Tortue malgache *Pyxis arachnoïdes*, Tortue très rare et étroitement localisée dans l'extrême Sud de l'île, et ceux de la Tortue plus répandue *Testudo radiata*. Nous constatons que dans les 3 cas se présente le même type de modification morphologique (raccourcissement de la queue).

Le phénomène s'observe au niveau spécifique dans le couple *Ortleppnema possompesi* et *Ortleppnema radiatum*, au niveau sub-spécifique dans le couple *Thelandros pyxis pyxis* et *Thelandros pyxis dolichurus* et au niveau

Source : MNHN, Paris

de la variété dans le couple *Alaeuris numidica madagascariensis*, variété à pointe caudale longue et variété à pointe caudale courte.

On remarquera que, si le phénomène de raccourcissement de la queue chez *Pyxis* est évident statistiquement (cf. tableau n° 5), il y a pour chaque espèce des exceptions : la *Pyxis* 102 Q possède un *Thelandros* à queue longue, la *Pyxis* 103 Q un *Alaeuris* à queue longue; inversement, la *Testudo radiata* 95 Q possède un *Ortleppnema* à queue courte et la *T. radiata* 101 Q une association de 2 *Ortleppnema*.

TORTUE :	ESPÈCES : Ortleppnema possompesi —— 1 Ortleppnema radiatum —— 2	SOUS-ESPÈCES : Thelandros pyxis pyxis —— 1 Thelandros pyxis dolichurus —— 2	FORMES : Alaeuris numidica madagascariensis à queue courte —— 1 Alaeuris numidica madagascariensis à queue longue —— 2
T. radiata 101 Q	2	2	2
T. radiata 95 Q	1	2	2
T. radiata 104 Q ...	1 + 2	2	2
P. arachnoïdes 1000 F.	1	1	1
P. arachnoïdes 82 Q.	1	1	1
P. arachnoïdes 103 Q.	1	1	2
P. arachnoïdes 102 Q.	1	2	1

TABLEAU N° 5 : Phénomènes de vicariance à l'échelon régional entre espèces parasites de Tortues malgaches. Pour chaque couple de formes vicariantes, nous avons numéroté 1 la forme à pointe caudale courte et 2 la forme à pointe caudale longue.

La plupart des cas que nous avons cités concernaient la région paléarctique, l'Afrique du Sud et Madagascar; en effet, nous ne connaissons en détail la faune du côlon des *Testudinidae* que dans ces 3 régions, mais il existe certainement dans d'autres régions de nombreux autres cas d'espèces vicariantes. Nous avons pu constater en particulier, par un examen rapide, que les *Gopherus polyphemus* mexicaines possédaient vraisemblablement plusieurs espèces vicariantes d'espèces paléarctiques, dont une vicariante de *Tachygonetria macrolaimus*.

2. Conséquences biogéographiques

En ne considérant que les 3 régions dont nous connaissons la faune, nous arrivons aux conclusions suivantes :

1) Les cas de vicariance existant entre les faunes des différents continents indiquent que la faune du côlon des *Testudinidae* est très ancienne. En particulier, la comparaison de la faune malgache et de la faune paléarctique suggère que, à l'époque où Madagascar a été séparé du continent, les ancêtres des *Testudinidae* actuels possédaient déjà toute une population d'Oxyures et d'Atractides, dont certaines espèces étaient déjà fixées dans les plus petits

Source : MNHN, Paris

détails de leur morphologie; par exemple, l'espèce *Mehdiella stylosa* possédait déjà sa couronne apicale de 12 petites languettes et son spicule fourchu, l'espèce *Tachygonetria dentata* la denticulation de l'extrémité antérieure de l'œsophage, et le genre *Thaparia* ses amphides en bâtonnets rigides et ses lèvres en 2 parties articulées.

Depuis la séparation des continents, certaines espèces comme *Mehdiella stylosa*, *Tachygonetria macrolaimus*, *Tachygonetria dentata* et *Alaeuris numidica*, ont très peu varié, alors que les *Thaparia* et les *Atractis* ont subi une faible évolution dans chacune des régions, le phénomène semblant avoir été plus rapide chez les espèces paléarctiques.

2) Comme nous le soulignerons plus loin, l'étude de la faune des Tortues sud-africaines montre que, dans 2 régions très peu éloignées géographiquement (d'une part la région occidentale de Kimberley, de Victoria West et de l'État libre d'Orange, d'autre part la région orientale du Swaziland), se trouvent 2 faunes complètement différentes; la faune de la région de Kimberley possède très peu de formes vicariantes de formes paléarctiques, alors que parmi les 5 espèces présentes chez les *Testudo pardalis* du Swaziland, 4 sont des sous-espèces vicariantes de formes paléarctiques (*Tachygonetria macrolaimus*, *T. longicollis*, *T. dentata* et *Thaparia thapari*); le *Thaparia* en particulier, par sa vulve en position médiane, son spicule court et sa queue dépourvue d'ailes caudales, est très proche de la forme paléarctique, alors que le *Thaparia* des Tortues de la région de Kimberley possède une vulve postérieure, un spicule long et des ailes caudales qui le rapprochent du *Thaparia* des Tortues malgaches.

La présence d'une faune d'affinités paléarctiques très nettes dans le Swaziland implique des contacts relativement récents entre les Tortues de ces 2 régions, alors que les Tortues de la région de Kimberley seraient isolées des précédentes depuis très longtemps.

B. — La spéciation cladique

Les phénomènes de spéciation géographique que nous venons de signaler indiquent donc que la faune du côlon des *Testudinidae* est très ancienne; on devrait donc s'attendre à ce que les caractères des espèces soient stabilisés et à ce que les phénomènes de spéciation cladique soient peu visibles, puisque ces phénomènes sont généralement l'indice d'une faune en pleine évolution.

Or nous constatons au contraire un manque de stabilité de certains caractères et un foisonnement d'espèces voisines dans un même hôte, certaines espèces se fragmentant en plusieurs sous-espèces très proches et difficiles à distinguer.

1. Manque de stabilité de certains caractères :

Le cas le plus net d'instabilité d'un caractère est offert par l'existence d'une pointe hyaline à l'extrémité caudale des mâles dans le genre *Tachygonetria*. Cette pointe hyaline est, très vraisemblablement, comme le signale Seurat (1918), un vestige de la pointe caudale terminale que l'on rencontre dans le genre *Mehdiella*. Ce caractère vestigial est constant chez certaines espèces, mais, de plus, il réapparaît avec un développement variable, chez

Source : MNHN, Paris

de nombreux individus, dans des espèces où son absence est la règle habituelle.

Signalons également dans certaines espèces l'apparition chez des individus aberrants d'un spicule d'une longueur anormale.

2. Spéciation cladique

Le cladisme, c'est-à-dire « l'éclatement d'un type spécifique en nombreuses formes dérivées, à l'échelon spécifique ou sub-spécifique, sans que ces formes s'excluent géographiquement » (Paulian 1961), s'observe chez toutes les Tortues herbivores à l'échelon spécifique : elles possèdent en effet une population constituée d'une dizaine d'espèces voisines, qui cohabitent dans un même hôte; ces espèces se répartissent en un petit nombre de genres qui sont eux-mêmes proches les uns des autres; le cas le plus net est présenté par les Tortues paléarctiques qui possèdent 11 espèces, dont 8 appartiennent au genre *Tachygonetria* et 4 au genre très voisin *Mehdiella*.

On observe en outre plusieurs cas de cladisme à l'échelon sub-spécifique :

— Chez les *Testudinidae* paléarctiques, nous trouvons le cas de l'espèce *Tachygonetria longicollis* qui se subdivise, en Afrique du Nord, en 3 sous-espèces très difficiles à distinguer car il semble exister des individus intermédiaires entre elles.

— L'espèce *Tachygonetria conica* se subdivise également en Afrique du Nord en 2 sous-espèces extrêmement proches et dont les caractères distinctifs sont difficiles à préciser.

— Chez les *Testudinidae* sud-africaines de la région de Kimberley, l'espèce *Thelandros versterae* s'est fragmentée en 3 sous-espèces différant par la taille, la longueur de l'œsophage et la longueur de la queue.

C. — Conclusion

Nous constatons donc dans l'étude de la population de Nématodes du côlon des *Testudinidae* 2 phénomènes qui paraissent opposés :

1° Des phénomènes de spéciation géographique qui sont très faibles pour certaines espèces, appartenant pourtant à des régions très éloignées, ce qui indique que les principaux caractères de ces espèces étaient fixés avant la séparation des régions, et donc que la faune est très ancienne.

2° Des phénomènes de spéciation cladique que l'on observe généralement chez des espèces de formation récente.

Tout se passe comme si, dans ce milieu particulier, les phénomènes de sélection naturelle, qui empêchent généralement la coexistence durable d'espèces voisines, n'intervenaient que très lentement. Des formes extrêmement proches les unes des autres paraissent ne pas entrer en compétition brutale et cela semble permettre la conservation indéfinie d'un grand nombre de mutants.

Nous allons dans la partie suivante de notre travail étudier les caractéristiques de l'équilibre qui se trouve réalisé entre ces nombreuses espèces sympatriques.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Nous nous sommes attachée dans cette partie á préciser la nature de l'équilibre qui est réalisé entre les différentes espèces de la population.

Nous avons pour cela réalisé une étude quantitative de l'abondance relative des espèces chez un certain nombre de Tortues (27 Tortues paléarctiques et 7 Tortues malgaches).

Nous exposerons d'abord nos techniques d'étude.

Puis nous dégagerons à partir des résultats numériques obtenus les caractéristiques des équilibres réalisés d'une part chez les Tortues paléarctiques, d'autre part chez les Tortues malgaches.

Nous étudierons enfin, à partir de données uniquement qualitatives, 2 types de populations rencontrées chez des Tortues sud-africaines.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Chapitre premier

LE BIOTOPE. MÉTHODES D'ÉTUDE DES NÉMATODES

A. — LE BIOTOPE

Oxyures et Atractides sont localisés dans le côlon et le rectum de l'hôte; l'estomac et l'intestin grêle en sont totalement dépourvus.

Au débouché de l'intestin grêle, le côlon d'une Tortue (fig. 80, A), présente une partie large, puis son diamètre diminue progressivement jusqu'au rectum; chez certaines Tortues, la partie antérieure dilatée est nettement délimitée par un brusque resserrement, alors que chez d'autres, le rétrécissement se fait de manière très progressive.

Chez les Tortues sacrifiées alors qu'elles viennent de s'alimenter, le côlon contient des débris de salade verte assez gros dans la portion voisine de l'iléon et qui deviennent de plus en plus fins et de plus en plus foncés vers le rectum; chez les Tortues sacrifiées alors qu'elles étaient à jeun depuis un certain temps, la portion antérieure du côlon est occupée par des débris assez fins et brunâtres, tandis que dans la portion postérieure et dans le rectum, les matières sont agglomérées en une ou plusieurs masses noires et dures.

Les Vers sont en général abondants dans les deux premiers tiers du côlon, leur densité étant maximale dans la portion voisine de l'iléon, et diminuant progressivement vers les régions distales; cette diminution est particulièrement brusque quand la portion postérieure est occupée par des crottes dures, celles-ci sont entremêlées de vers, mais leur densité est très faible par rapport à celle de la portion antérieure. Le tiers postérieur du côlon et le rectum sont souvent totalement dépourvus de vers, ou n'en contiennent qu'un très petit nombre.

Outre les Oxyures et Atractides, le côlon des Tortues contient parfois des Infusoires Ciliés, qui peuvent se trouver en très grand nombre. On peut également trouver des Cestodes dans l'iléon et des Ascarides appartenant au genre *Angusticaecum* dans l'estomac.

B. — MÉTHODES D'ÉTUDE DES NÉMATODES

Pour l'étude quantitative des Nématodes du côlon, deux problèmes se sont posés à nous : d'une part, l'évaluation du nombre total d'individus présents dans le côlon, d'autre part, celle des proportions relatives des différentes espèces.

Le côlon d'une Tortue en bon état physiologique est habité par plusieurs milliers d'individus et l'identification des différentes espèces ne peut s'effectuer qu'à la loupe et même dans certains cas au microscope; nous n'avons donc pu dans le cas général faire le recensement de tous les individus un par un et nous avons dû avoir recours à des méthodes d'échantillonnage.

Source : MNHN, Paris

Nous avons remarqué que la population des différentes espèces de Vers était différente suivant le niveau du côlon observé; c'est pourquoi nous avons habituellement partagé le côlon en plusieurs segments dont nous avons évalué la composition séparément.

Dans la plupart des cas, nous avons divisé le côlon en 2 portions, la 1re correspondant approximativement à la partie dilatée et constituant environ le 1/4 ou le 1/5 du côlon. Chez certaines Tortues, nous avons pratiqué dans la 2e portion une seconde coupure séparant une région moyenne et une région terminale, dans laquelle est inclus le rectum et qui s'étend jusqu'au cloaque.

Le schéma n° 80 A indique approximativement les niveaux de coupure correspondants; dans quelques cas les coupures ont été placées à des niveaux très différents, la partie dilatée étant elle-même divisée en deux portions; nous donnons alors un schéma particulier indiquant les niveaux de coupure.

1. Évaluation du nombre total d'individus présents dans le côlon

Pour évaluer le nombre total d'individus présents dans la portion du côlon considérée, nous avons mesuré dans une éprouvette graduée le volume occupé par un échantillon pris au hasard d'un nombre défini d'individus (selon les cas de 200 à 500 ou plus), puis le volume occupé par l'ensemble des individus, et nous en avons déduit le nombre d'individus contenus dans l'ensemble.

Le nombre ainsi obtenu n'a évidemment qu'une valeur très approximative; en effet, au manque de précision dû à la méthode elle-même, s'ajoute le fait que les Nématodes sont en général mêlés dans le côlon à des débris alimentaires qu'il est impossible d'éliminer sans entraîner un certain nombre de vers; le volume que nous mesurons comprend donc un ensemble de Nématodes et de débris, l'importance des débris étant très variable suivant la Tortue étudiée; les résultats sont d'autant plus précis que les débris alimentaires sont peu abondants; il nous est donc impossible de préciser une marge d'erreur qui soit valable pour tous les cas.

2. Évaluation quantitative du nombre d'individus de chaque espèce présents dans le côlon

Pour étudier le nombre d'individus de chaque espèce, nous avons seulement évalué dans le cas général la composition d'un échantillon de 100 à 500 individus prélevé au hasard, et connaissant le nombre total d'individus du côlon, nous en avons déduit le nombre d'individus de chaque espèce.

Pour prélever l'échantillon, nous avons versé le contenu de la partie de l'intestin examinée dans une boîte de Pétri et nous avons effectué à l'aide d'une pince 2 ou 3 prélèvements en différents endroits; les Nématodes ainsi isolés ont été placés dans une cuvette Dollfus et identifiés un par un. Nous nous sommes efforcée, chaque fois que cela a été possible, de faire les comptes sur des spécimens frais placés dans l'eau physiologique, car l'identification des espèces est plus facile dans ces conditions.

Chez la Tortue 72 Q, nous avons évalué successivement la composition de 4 échantillons de 200 individus, et nous avons pu ainsi calculer la marge

Source : MNHN, Paris

d'erreur qui encadre la moyenne des 4 résultats obtenue pour chaque espèce; ceci nous a permis de vérifier la valeur de notre méthode d'échantillonnage par un test de χ^2. Nous exposerons l'ensemble de ces calculs au chapitre II F, p. 193.

Les calculs pratiqués à propos de la Tortue 72 Q nous donnent l'ordre de grandeur des erreurs que comporte l'ensemble des résultats; il faut noter cependant que la Tortue 72 Q est un exemple favorable puisque le contenu intestinal était dépourvu de matières alimentaires et que les décomptes ont été effectués 4 fois au lieu de une fois; il y a donc lieu, pour les autres Tortues, de majorer les chiffres d'erreurs obtenus pour la Tortue 72 Q.

Les nombres d'individus indiqués pour chaque espèce n'ont donc qu'une valeur approximative; en particulier, les nombres correspondant aux espèces peu abondantes sont très arbitraires, certaines d'entre elles peuvent ne pas être représentées dans l'échantillon, et ne figureront pas dans nos résultats, alors qu'elles sont présentes en petite quantité dans le côlon.

C. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS

Pour l'exposé des résultats, nous avons classé les Tortues suivant leur origine, et dans chaque groupe de même origine, suivant leur taille; certaines Tortues, achetées dans le commerce et dont l'origine n'a pu être précisée, sont placées à part.

Nous indiquons pour chaque Tortue : l'origine, la durée de la captivité, la date de la mort, le sexe, la taille (mesurée par la longueur de la carapace), l'état des matières alimentaires et la présence ou l'absence d'autres parasites (Ascarides et Infusoires Ciliés) dans l'intestin; nous indiquons la taille des Tortues et non l'âge, celui-ci est en effet impossible à apprécier, car les stries de la carapace (dont chacune correspond en principe à une année) sont plus ou moins effacées sur les Tortues d'un certain âge.

Nous avons dans nos identifications groupé les larves de toutes les espèces, leur identification est en effet difficile pour la plupart des espèces et n'a pas été faite.

Nous avons dans l'évaluation du nombre total d'individus de chaque espèce présents dans le côlon, considéré uniquement les femelles; celles-ci sont beaucoup plus nombreuses que les mâles et nous paraissent donner une meilleure idée que ceux-ci de la composition de la population; le sex ratio est en effet très variable suivant les espèces, et il peut varier beaucoup suivant l'individu-hôte; ainsi, chez *Tachygonetria dentata*, suivant les Tortues et pour une même quantité de femelles, les mâles peuvent être extrêmement rares ou au contraire, se rencontrer en plus grande abondance que les femelles; ceci s'explique vraisemblablement par le fait que les mâles ont une vie plus courte que les femelles et sont éliminés après la fécondation; malheureusement nous ne pouvons interpréter ces résultats sans connaître les particularités du cycle de ces Oxyures.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

CHAPITRE II

L'ÉQUILIBRE DES ESPÈCES CHEZ LES TORTUES PALÉARCTIQUES

Nous exposerons dans le premier sous-chapitre (A) les résultats numériques que nous avons obtenus; dans les sous-chapitres suivants, nous analyserons à partir de ces résultats l'équilibre qui est réalisé dans la population : nous présenterons d'abord les traits généraux qui caractérisent la population (B); nous examinerons les variations de l'équilibre de cette population suivant différents facteurs : l'âge des Tortues, leur origine géographique, les saisons, le régime et l'état physiologique des Tortues (C); puis nous examinerons la répartition spatiale des espèces dans le côlon (D); en nous appuyant sur les constatations précédentes, nous présenterons une étude analytique de chacune des espèces (E); pour mieux préciser les analogies éventuelles entre les équilibres réalisés d'une part par les Nématodes parasites, d'autre part par les Animaux libres, nous verrons dans quelle mesure nos données quantitatives sur l'abondance relative des espèces s'accordent avec celles qui ont été établies précédemment dans l'étude des faunes non parasitaires (F); nous conclurons enfin par quelques considérations sur l'écologie de la population (G).

A. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS NUMÉRIQUES

Nous avons effectué le relevé quantitatif des espèces chez 27 Tortues (4 *Testudo graeca graeca* Linné marocaines, 5 *Testudo graeca graeca* algériennes, 2 *Testudo graeca graeca* d'origine inconnue, 10 *Testudo graeca zarudnyi* Nikolskij iraniennes, 2 *Testudo hermanni* Gmelin romaines et 4 *Testudo horsfieldii* Gray d'origine inconnue).

Pour la commodité de l'exposé, nous avons désigné chaque espèce de Nématode par une abréviation dans le texte et par un symbole dans les graphiques; nous donnons ci-dessous (tableau n° 6) la liste des abréviations et symboles.

Chez de nombreuses Tortues, nous n'avons pas séparé les sous-espèces de *Tachygonetria longicollis* et *T. conica*, nous désignons alors l'ensemble des sous-espèces de *T. longicollis* par T. l. et les sous-espèces de *T. conica* par T. c.

1. *Résultats obtenus chez les* **Testudo** g. graeca *marocaines*

a) TESTUDO GRAECA GRAECA 31 Q.

Mâle de 14 cm de long; origine : jardins de la Faculté des Sciences de Rabat; sacrifié le 4-3-1963 après 1 mois de captivité; autres parasites : Ascarides dans l'estomac.

Source : MNHN, Paris

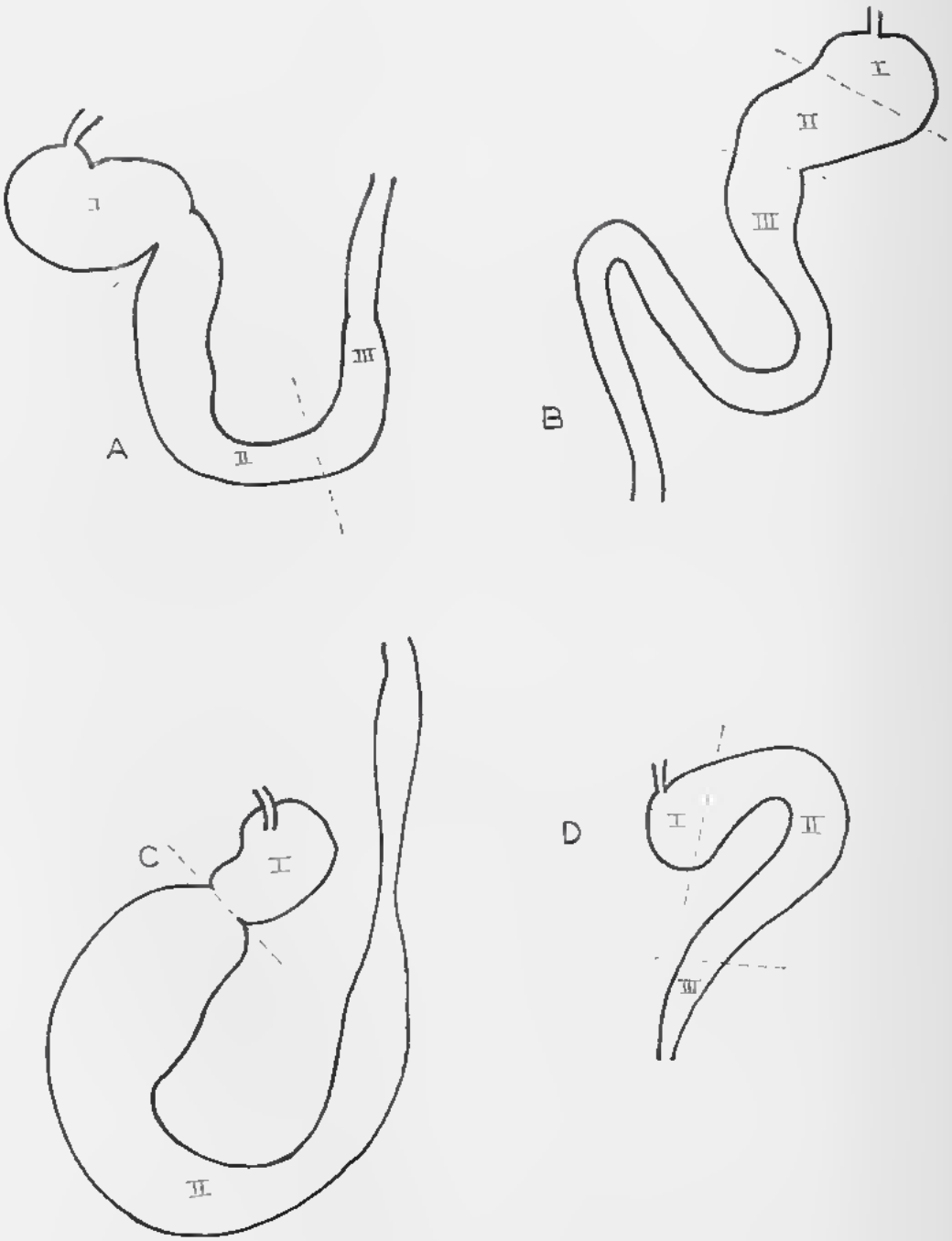


FIG. 80. — Schémas montrant les niveaux approximatifs des coupures que nous avons pratiquées dans le côlon. A, Schéma général; B, Tortue 31 Q; C, Tortue 9 Q; D, Tortue 2 Q.

Source : MNHN, Paris

Espèce	Abréviation	Symbole
Alaeuris n. numidica	Al. n. n.	
Atractis d. dactyluris	A. d. dac.	
Atractis d. ballazardi	A. d. b.	
Atractis d. dubininae	A. d. dub.	
Mehdiella longissima	M. l.	
Mehdiella microstoma	M. m.	
Mehdiella s. stylosa	M. s. s.	
Mehdiella uncinata	M. u.	
Tachygonetria conica	T. c.	
Tachygonetria c. conica	T. c. c.	
Tachygonetria c. nicollei	T. c. n.	
Tachygonetria d. dentata	T. d. d.	
Tachygonetria longicollis	T. l.	
Tachygonetria l. longicollis	T. l. l.	
Tachygonetria l. setosa	T. l. s.	
Tachygonetria l. pusilla	T. l. p.	
Tachygonetria macrolaimus palearcticus	T. m. p.	
Tachygonetria numidica	T. n.	
Tachygonetria robusta	T. r.	
Tachygonetria seurati	T. s.	
Thaparia t. thapari	Th. t.	

Tableau n° 6 : Liste des abréviations et symboles utilisés dans le texte et les figures.

Le côlon contient des débris de salade qui sont agglomérés en une masse dure dans la partie postérieure de l'intestin. Le côlon a été divisé en 3 portions (fig. 80, B,) il contient très peu d'Oxyures et tous ces Oxyures (en exceptant ceux qui ont été perdus au cours des manipulations) ont été identifiés :

Portion I : nombre d'individus = 66.

T. l. l. = ♀ : 4, ♂ : 1; T. l. p. = ♀ : 1; T. c. = ♀ : 3; T. m. p. = ♀ : 9, ♂ : 4; T. d. d. = ♀ : 30, ♂ : 5; M. u. = ♂ : 3; T. n. = ♀ : 1; larves = 5.

Portion II : nombre d'individus = 480.

T. l. l. = ♀ : 77, ♂ : 31; T. l. p. = ♀ : 16, ♂ : 3; T. l. s. = ♀ : 2; T. c. = ♀ : 12, ♂ : 14; T. m. p. = ♀ : 22, ♂ : 15; T. d. d. = ♀ : 158, ♂ : 56; M. u. = ♂ : 5; T. r. = ♀ : 1, ♂ : 2; M. s. s. = ♀ : 3; Al. n. n. = ♀ : 6, ♂ : 7; T. s. = ♀ : 3, ♂ : 1; larves = 46.

Source : MNHN, Paris

Portion III : nombre d'individus = 134.

T. l. l. = ♀ : 20; T. l. s. = ♀ : 3; T. l. = ♂ : 22; T. c. = ♀ : 8, ♂ : 3; T. m. p. = ♀ : 14, ♂ : 7; T. d. d. = ♀ : 5, ♂ : 21; M. u. = ♀ : 2; T. r. = ♀ : 2; M. s. s. = ♂ : 4; Al. n. n. = ♀ : 9, ♂ : 8; larves = 6.

Composition de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 101; T. l. p. = 17; T. l. s. = 5; T. c. = 23; T. m. p. = 45; T. d. d. = 193; M. u. = 2; T. r. = 3; M. s. s. = 3; Al. n. n. = 15; T. n. = 1; T. s. = 3.

Total : 411.

b) TESTUDO GRAECA GRAECA 32 Q.

Femelle de 14 cm de long; origine : station ionosphérique de Zaërs (près de Rabat); sacrifiée le 13-3-1963 après 23 jours de captivité; autres parasites : une vingtaine d'Ascarides dans l'estomac.

Le côlon contient des débris alimentaires brunâtres peu nombreux et très fins; il a été divisé en 3 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 657.

T. l. l. = ♀ : 248, ♂ : 23; T. l. p. = ♀ : 57, ♂ : 9; T. l. s. = ♀ : 25; T. c. = ♀ : 49, ♂ : 9; T. m. p. = ♀ : 28, ♂ : 6; T. d. d. = ♀ : 11, ♂ : 38; M. m. = ♀ : 1, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 7, ♂ : 12; T. r. = ♀ : 1, ♂ : 3; M. s. s. = ♀ : 6; Al. n. n. = ♀ : 3, ♂ : 4; T. u. = ♀ : 8, ♂ : 3; Th. t. = ♀ : 3, ♂ : 1; larves = 100.

Nombre total de femelles évalué à 7.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 3.880; T. l. p. = 890; T. l. s. = 390; T. c. = 770; T. m. p. = 410; T. d. d. = 170; M. m. = 15; M. u. = 100; T. r. = 15; M. s. s. = 90; Al. n. n. = 50; T. n. = 170; Th. t. = 50.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 327.

T. l. l. = ♀ : 54, ♂ : 20; T. l. p. = ♀ : 3; ♂ : 8; T. c. = ♀ : 13, ♂ : 2; T. m. p. = ♀ : 10, ♂ : 7; T. d. d. = ♀ : 11, ♂ : 21; M. m. = ♀ : 1, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 1, ♂ : 3; T. r. = ♀ : 4, ♂ : 3; M. s. s. = ♀ : 16, ♂ : 1; Al. n. n. = ♀ : 14, ♂ : 5; T. n. = ♂ : 3; larves : 125.

Nombre total de femelles évalué à 3.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 1.270; T. l. p. = 70; T. c. = 310; T. m. p. = 230; T. d. d. = 260; M. m. = 25; M. u. = 25; T. r. = 100; M. s. s. = 380; Al. n. n. = 330.

Portion III : nombre d'individus total (tous identifiés) = 5.

M. m. = ♀ : 4; larve : 1.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 5.150; T. l. p. = 960; T. l. s. = 390; T. c. = 1.080; T. m. p. = 640; T. d. d. = 430; M. m. = 40; M. u. = 125; T. r. = 115; M. s. s. = 470; Al. n. n. = 380; T. n. = 170; Th. t. = 50.

Total : 10.000.

Source : MNHN, Paris

c) TESTUDO GRAECA GRAECA 11 Q.

Femelle non mesurée; origine : région de Rabat; sacrifiée le 19-11-1962 après une semaine de captivité; autres parasites : larves d'Ascarides dans l'estomac et Infusoires Ciliés dans l'intestin.

Le côlon contient des morceaux de salade très abondants; il est divisé en 3 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 222.

T. l. = ♀ : 80, ♂ : 6; T. c. = ♀ : 19, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 91; T. d. d. = ♀ : 2; M. u. = ♀ : 5; T. s. = ♀ : 5, ♂ : 2; larves = 10.

Nombre total de femelles évalué à 3.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 1.170; T. c. = 270; T. m. p. = 1.370; T. d. d. = 30; M. u. = 80; T. s. = 80.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 529.

T. l. = ♀ : 191, ♂ : 37; T. c. = ♀ : 72, ♂ : 14; T. m. p. = ♀ : 50, ♂ : 6; T. d. d. = ♀ : 3, ♂ : 3; M. m. = ♀ : 1; M. u. = ♀ : 5, ♂ : 1; T. r. = ♀ : 1, ♂ : 6; M. s. s. = ♀ : 15; T. s. = ♀ : 6; larves = 118.

Nombre total de femelles évalué à 4.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 2.120; T. c. = 790; T. m. p. = 560; T. d. d. = 40; M. m. = 15; M. u. = 60; T. r. = 15; M. s. s. = 310; T. s. = 75.

Portion III : nombre d'individus total = 47 (tous identifiés).

T. l. = ♀ : 8, ♂ : 4; T. c. = ♀ : 2, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 12, T. d. d. = ♀ : 1; M. u. = ♀ : 1; M. s. s. = ♀ : 14; T. s. = ♀ : 1; Th. t. = ♂ : 1; larves = 12.

Composition approximative de l'ensemble du côlon : L'espèce *Thaparia thapari* est présente dans le côlon, puisque nous en avons trouvé un mâle dans le rectum, nous l'avons donc fait figurer en lui attribuant arbitrairement un chiffre très faible (5).

T. l. = 3.300; T. c. = 1.060; T. m. p. = 1.930; T. d. d. = 70; M. m. = 15; M. u. = 140; T. r. = 15; M. s. s. = 310; T. s. = 155; Th. t. = 5.

Total : 7.000.

d) TESTUDO GRAECA GRAECA 72 Q.

Femelle de grande taille; origine : Tarmilète (Oulmes-les-Thermes) (Maroc); morte naturellement le 25-10-1963 après 5 mois de captivité; autres parasites : Ascarides dans l'estomac.

Le côlon contient très peu de matières alimentaires, excepté dans la partie la plus voisine de l'iléon qui contient des blocs de matières dures et qui est à peu près dépourvue d'Oxyures.

Tout le contenu du côlon a été mêlé.

Nombre d'individus identifiés = 634.

T. l. l. = ♀ : 123, ♂ : 16; T. l. p. = ♀ : 62, ♂ : 3; T. l. s. = ♀ : 98, ♂ : 2; T. c. = ♀ : 68, ♂ : 15; T. m. p. = ♀ : 96, ♂ : 7; T. d. d. = ♀ : 24,

Source : MNHN, Paris

♂ : 2; M. m. = ♀ : 20, ♂ : 4; M. u. = ♀ : 1; T. r. = ♀ : 23, ♂ : 6; M. s. s. = ♀ : 17; T. n. = ♀ : 11, ♂ : 1; T. s. = ♀ : 15; larves = 20.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

Nombre total de femelles évalué à 18.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 3.690; T. l. p. = 2.000; T. l. s. = 3.100; T. c. = 2.000; T. m. p. = 3.240; T. d. d. = 890; M. m. = 550; M. u. : 50; T. r. = 680; M. s. s. = 530; T. n. = 390; T. s. = 460; Th. t. = 150.

2. *Résultats obtenus chez les* **Testudo g. graeca** *algériennes*

a) Testudo graeca graeca 1 Q.

Tortue de sexe non déterminé, longue de 14 cm; origine : région d'Aumale (Algérie); morte naturellement le 23-3-1961 après un an de captivité au laboratoire; autres parasites : Cestodes dans l'iléon.

Tout le contenu du côlon a été mêlé et tous les individus adultes ont été identifiés (si l'on excepte les spécimens qui ont été perdus au cours de manipulations); les larves n'ont pas été comptées.

Nous avons compté au total 5.692 individus répartis de la façon suivante : T. l. = ♀ : 1.637, ♂ : 308; T. c. = ♀ : 1.469, ♂ : 79; T. m. p. = ♀ : 299, ♂ : 46; T. d. d. = ♀ : 1.141, ♂ : 87; M. m. = ♀ : 63, ♂ : 46; M. u. = ♀ : 231, ♂ : 5; T. r. = ♀ : 101, ♂ : 5; M. s. s. = ♀ : 112, ♂ : 4; Th. t. = ♀ : 7, ♂ : 2; Al. n. n. = ♂ : 8; T. n. = ♀ : 23, ♂ : 19.

b) Testudo graeca graeca 2 Q.

Femelle longue de 17 cm; origine : région d'Aumale (Algérie); sacrifiée le 15-5-1961 après un an de captivité au laboratoire.

Le côlon a été divisé en trois portions (fig. 80, D); les larves n'ont pas été comptées.

Portion I : nombre d'individus identifiés = 227.

T. l. = ♀ : 72, ♂ : 9; T. c. = ♀ : 62, ♂ : 17; T. m. p. = ♀ : 4, ♂ : 4; T. d. d. = ♀ : 2; M. m. = ♂ : 1; M. u. = ♀ : 38, ♂ : 15; T. n. = ♀ : 1; A. d. dac = 2 larves.

Nombre total de femelles évalué à 1.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 400; T. c. = 345; T. m. p. = 23; T. d. d. = 12; M. m. = 5; M. u. = 210; T. n. = 5.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 1.634.

T. l. = ♀ : 399, ♂ : 128; T. c. = ♀ : 525, ♂ : 113; T. m. p. = ♀ : 199, ♂ : 27; T. d. d. = ♀ : 167, ♂ : 3; M. m. = ♀ : 38, ♂ : 3; M. u. = ♀ : 11, ♂ : 12; T. r. = ♀ : 4, ♂ : 1; M. s. s. = ♀ : 1, ♂ : 2; T. n. = ♀ : 1.

Nombre total de femelles évalué à 15.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 4.430; T. c. = 5.850; T. m. p. = 2.250; T. d. d. = 1.860; M. m. = 420; M. u. = 120; T. r. = 40; M. s. s. = 15; T. n. = 15.

Source : MNHN, Paris

Portion III : nombre d'individus identifiés = 61.

T. l. = ♀ : 6; T. c. = ♀ : 32, ♂ : 5; T. m. p. = ♀ : 1; T. d. d. = ♀ : 14; M. m. = ♂ : 2; M. u. = ♀ : 1.

Nombre total de femelles évalué à 100.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

Nous avons négligé la 3e portion qui est peu importante par rapport aux deux autres.

T. l. = 4.830; T. c. = 6.200; T. m. p. = 2.270; T. d. d. = 1.870; M. m. = 425; M. u. = 330; T. r. = 40; M. s. s. = 15; T. n. = 20.

Total : 16.000.

c) Testudo graeca graeca ♀ Q.

Femelle longue de 18 cm; origine : région d'Aumale (Algérie); sacrifiée le 5-11-1962 après 3 ans de captivité au laboratoire; autres parasites : très nombreux Infusoires Ciliés. Le côlon contient de nombreux débris alimentaires brunâtres mêlés aux Oxyures.

Le côlon a été divisé en deux portions (fig. 80 C.).

Portion I : nombre d'individus identifiés = 200.

T. l. = ♀ : 12, ♂ : 1; T. c. = ♀ : 82, ♂ : 3; T. m. p. = ♀ : 33, ♂ : 28; T. d. d. = ♀ : 1; M. m. = ♀ : 1; M. u. = ♀ : 34; T. n. = ♀ : 2; larves = 3.

Nombre total de femelles évalué à 3.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 220; T. c. = 1.500; T. m. p. = 600; T. d. d. = 20; M. m. = 20; M. u. = 600; T. n. = 40.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 200.

T. l. = ♀ : 22, ♂ : 1; T. c. = ♀ : 62, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 28, ♂ : 34; T. d. d. = ♀ : 8, ♂ : 2; M. m. = ♀ : 16, ♂ : 13; M. u. = ♀ : 10; T. n. = ♀ : 3.

Nombre total de femelles évalué à 5.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

Un examen rapide de l'ensemble des Oxyures de cette partie nous a montré la présence, en plus des espèces prélevées dans l'échantillon, des 2 espèces *Tachygonetria seurati* et *T. s. stylosa*, nous les faisons donc figurer dans le compte total; pour évaluer leur quantité, nous dirons qu'il en existe moins d'un spécimen par 200 individus, et que leur nombre total est donc inférieur à 25; nous admettrons qu'il existe 20 représentants femelles de chacune des 2 espèces.

T. l. = 750; T. c. = 2.000; T. m. p. = 950; T. d. d. = 260; M. m. = 550; M. u. = 350; M. s. s. = 20; T. n. = 100; T. s. = 20.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. = 970; T. c. = 3.500; T. m. p. = 1.550; T. d. d. = 280; M. m. = 570; M. u. = 950; M. s. s. = 20; T. n. = 140; T. s. = 20.

Total : 8.000.

Source : MNHN, Paris

d) Testudo graeca graeca 3 Q.

Tortue de sexe non déterminé, longue de 20 cm; origine : région d'Aumale (Algérie); morte naturellement le 5-5-1961 après un an de captivité au laboratoire; autres parasites : nombreux Infusoires Ciliés.

Le côlon a été divisé en 3 portions, les débris alimentaires sont abondants dans les 2e et 3e portions.

Portion I : nombre d'individus identifiés = 411.

T. m. p. = ♀ : 6; larves d'Oxyures = 7; A. d. dac. = ♀ : 220, larves : 118, ♂ : 60.

Nombre total des vers évalué à 30.000.

Nombre de vers de chaque espèce :

T. m. p. = ♀ : 500; A. d. dac (♂, ♀, et larves) = 29.500.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 208.

T. l. = ♀ : 11; T. c. = ♀ : 2; T. m. p. = ♀ : 29, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 1; larves d'Oxyures = 1; A. d. dac = ♀ : 85, larves : 70, ♂ : 7.

Nombre total de vers évalué à 4.000.

Nombre de vers de chaque espèce :

T. l. = ♀ : 250; T. c. = ♀ : 50; T. m. p. = ♀ : 650; M. u. = ♀ : 20; A. d. dac (♀, ♂ et larves) = 3.000.

Portion III : nombre total d'individus trouvé = 130.

T. l. = ♀ : 1, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 9; M. m. = ♀ : 29; A. d. dac = ♀ : 73, larves : 8, ♂ : 9.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. = ♀ : 250; T. c. = ♀ : 50; T. m. p. = ♀ : 1.160; M. m. = ♀ : 30; M. u. = ♀ : 20; A. d. dac (♂, ♀ et larves) = 32.500.

Total : 34.000.

e) Testudo graeca graeca 15 Q.

Femelle dont la longueur n'a pas été mesurée; origine : région d'Aumale (Algérie); morte naturellement le 7-12-1962 après 3 ans de captivité au laboratoire; les matières alimentaires du côlon sont agglomérées en blocs durs dans lesquels sont pris les Oxyures.

Le côlon a été divisé en 3 portions : la dernière portion était complètement dépouvue d'Oxyures.

Portion I : nombre d'individus identifiés = 244.

T. l. = ♀ : 100, ♂ : 2; T. c. = ♀ : 17; T. m. p. = ♀ : 99; T. d. d. = ♀ : 8, ♂ : 9; M. u. = ♀ : 7; T. n. = ♀ : 2.

Nombre total de femelles évalué à 7.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 3.000; T. c. = 500; T. m. p. = 2.980; T. d. d. = 250; M. u. = 210; T. n. = 60.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 215.

T. l. = ♀ : 89, ♂ : 8; T. c. = ♀ : 23; T. m. p. = ♀ : 60, ♂ : 5; T. d. d. = ♀ : 1, ♂ : 2; M. m. = ♀ : 10, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 3; T. r. = ♀ : 7; larves = 5.

Nombre total de femelles évalué à 1.000.

Source : MNHN, Paris

Nombre de femelles de chaque espèce :
T. l. = 460; T. c. = 120; T. m. p. = 310; T. d. d. = 5; M. m. = 50; M. u. = 15; T. r. = 40.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :
T. l. = 3.460; T. c. = 620; T. m. p. = 3.290; T. d. d. = 255; M. m. = 50; M. u. = 225; T. r. = 40; T. n. = 60.
Total : 8.000.

3. *Résultats obtenus chez* 2 **Testudo graeca graeca** *achetées dans le commerce*

a) TESTUDO GRAECA GRAECA 6 Q.

Tortue de sexe non déterminé, longue de 14,5 cm; origine inconnue; morte naturellement le 11-12-1959 après 5 mois de captivité au laboratoire.

Son côlon contient seulement 41 Oxyures, répartis de la façon suivante :
T. l. = ♀ : 28; M. m. = ♀ : 12; M. u. = ♀ : 1.

b) TESTUDO GRAECA GRAECA 49 Q

Tortue de sexe non déterminé, d'origine inconnue; morte naturellement le 8-6-1963 après 1 an de captivité au laboratoire.

Son côlon contient 749 individus, répartis de la façon suivante :
T. l. = ♀ : 18, ♂ : 3; T. c. = ♀ : 7, ♂ : 2; T. m. p. = ♀ : 8; T. d. d. = ♀ : 6, ♂ : 5; M. m. = ♀ : 66, ♂ : 18; M. u. = ♀ : 45, ♂ : 1; T. r. = ♀ : 2; M. s. s. = ♀ : 18; T. n. = ♀ : 33; larves = 515.

4. *Résultats obtenus chez les* **Testudo g. zarudnyi** *iraniennes*

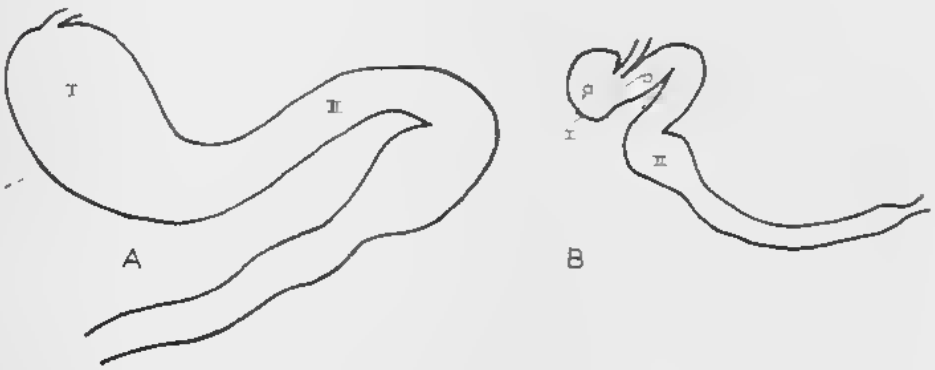


FIG. 81. — Schémas montrant les niveaux des coupures pratiquées dans le côlon chez les Tortues 26 Q et 63 Q. A, 26 Q; B, 63 Q.

a) TESTUDO GRAECA ZARUDNYI 47 Q.

Mâle de 15 cm de long; origine : Téhéran; sacrifié le 17-4-1963 après 2 mois de captivité; autres parasites : 1 Ascaride dans l'estomac; le côlon contient des débris alimentaires très fins. Il a été divisé en 2 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 394.

Source : MNHN, Paris

T. l. l. = ♀ : 46; T. l. variété à queue longue = ♀ : 16; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 42; T. c. = ♀ : 26, ♂ : 26; T. m. p. = ♀ : 20, ♂ : 12; T. d. d. = ♀ : 41, ♂ : 1; M. m. = ♀ : 2, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 4, ♂ : 2; T. r. = ♂ : 2; larves = 152.

Nombre total de femelles évalué à 20.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 5.930; T. l. variété à queue longue = 2.070; T. c. = 3.340; T. m. p. = 2.580; T. d. d. : 5.280; M. m. : 260; M. u. : 500; T. r. : 40.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 641.

T. l. l. = ♀ : 201; T. l. variété à queue longue = ♀ : 9; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 37; T. c. = ♀ : 82, ♂ : 11; T. m. p. = ♀ : 11, ♂ : 2; T. d. d. = ♀ : 77, ♂ : 2; M. m. = ♀ : 9; M. u. = ♀ : 23, ♂ : 2; T. r. = ♀ : 12, ♂ : 5; M. s. s. = ♀ : 5; Th. t. = ♀ : 2, ♂ : 2; larves = 149.

Nombre total de femelles évalué à 30.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 14.000; T. l. variété à queue longue = 650; T. c. = 5.700; T. m. p. = 750; T. d. d. = 5.300; M. m. = 650; M. u. = 1.600; T. r. = 900; M. s. s. : 300; Th. t. : 150.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 19.930; T. l. variété à queue longue = 2.720; T. c. = 9.040; T. m. p. = 3.330; T. d. d. = 10.580; M. m. = 910; M. u. = 2.100; T. r. = 940; M. s. s. = 300; Th. t. = 150.

Total : 50.000.

b) Testudo graeca zarudnyi 81 Q.

Mâle long de 16 cm; origine : Téhéran; mort naturellement le 26-11-1963 après 5 mois de captivité isolée; autres parasites : quelques Ascarides.

Le côlon a été divisé en 2 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 229.

T. l. l. = ♀ : 28; T. l. variété à queue longue = ♀ : 6; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 6; T. c. = ♀ : 11, ♂ : 5; T. m. p. = ♀ : 5, ♂ : 5; T. d. d. = ♀ : 15, ♂ : 2; M. m. = ♀ : 93, ♂ : 3; M. u. = ♀ : 4; T. r. = ♀ : 2; larves = 44 dont 28 larves de M. m.

Nombre total de ♀ évalué à 3.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 500; T. l. variété à queue longue = 100; T. c. = 150; T. m. p. = 80; T. d. d. = 200; M. m. = 1.880; M. u. = 60; T. r. = 30.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 203.

T. l. l. = ♀ : 27; T. l. variété à queue longue = 6; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 16; T. c. = ♀ : 20, ♂ : 3; T. m. p. = ♀ : 10, ♂ : 4; T. d. d. = ♀ : 35, ♂ : 8; M. m. = ♀ : 15, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 3; T. r. = ♀ : 6, ♂ : 2; Th. t. = ♀ : 4; larves = 42 dont 17 larves de M. m.

Nombre total de femelles évalué à 7.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 14.000; T. l. variété à queue longue = 300; T. c. = 970; T. m. p. = 480; T. d. d. = 1.700; M. m. = 1.550; M. u. = 140; T. r. = 280; Th. t. = 180.

Source : MNHN, Paris

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 1.900; T. l. variété à queue longue = 400; T. c. = 1.120; T. m. p. = 560; T. d. d. = 1.900; M. m. = 3.430; M. u. = 200; T. r. = 310; Th. t. = 180.

Total : 10.000.

c) TESTUDO GRAECA ZARUDNYI 92 Q.

Tortue de sexe non déterminé, de 17 cm de long; origine : Téhéran; sacrifiée le 10-12-1963 après 10 mois de captivité.

Le côlon contient seulement 2 ou 3 femelles adultes et quelques mâles et de très nombreuses larves de différentes tailles. Ces Oxyures n'ont pas été identifiés.

d) TESTUDO GRAECA ZARUDNYI 93 Q.

Tortue de sexe non déterminé, de 20 cm de long; origine : Téhéran; sacrifiée le 11-12-1963 après 10 mois de captivité.

Le côlon est divisé en 2 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 219.

T. l. l. = ♀ : 10; T. l. variété à queue longue = ♀ : 14; T. c. = ♀ : 1; T. m. p. = ♀ : 2; T. d. d. = ♀ : 31, ♂ : 5; M. m. = ♀ : 66, ♂ : 10; larves = 80 dont 78 larves de M. m.

La plupart des ♀ de M. m. sont jeunes et ne contiennent pas d'œufs mûrs.

Nombre total de femelles évalué à 5.000

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 250; T. l. variété à queue longue = 350; T. c. = 25; T. m.p. = 50; T. d. d. = 775; M. m. = 3.550.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 232.

T. l. variété à queue longue = ♀ : 2; T. d. d. = ♀ : 8; M. m. = ♀ : 105, ♂ : 9, larves = 108.

Nombre total de femelles évalué à 5.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. variété à queue longue = 50; T. d. d. = 180; M. m. = 4.770.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 250; T. l. variété à queue longue = 400; T. c. = 25; T. m. p. = 50; T. d. d. = 955; M. m. = 8.320.

Total : 10.000.

e) TESTUDO GRAECA ZARUDNYI 26 Q.

Mâle long de 22 cm; origine : Téhéran; sacrifié le 13-5-1963 après 4 mois de captivité.

Le côlon a été divisé en 2 portions (fig. 81, A).

Source : MNHN, Paris

Portion I : la 1re partie contient des débris verts très fins :

Nombre d'individus identifiés = 1.747.

T. l. l. = ♀ : 229; T. l. variété à queue longue = ♀ : 2; T. c. = ♀ : 5; T. m. p. = ♀ : 12; M. m. = ♀ : 4; A. d. b. = ♀ : 337, ♂ : 5, larves = 1.153.

Nombre total de vers de cette partie évalué à 20.000.

Nombre de vers de chaque espèce :

T. l. l. = 2.730; T. l. variété à queue longue = 20; T. c. = 60; T. m. p. = 140; M. m. = 50; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 17.000.

Portion II : la 2e partie contient de nombreux débris bruns et plusieurs blocs durs auxquels sont mêlés des vers.

Nombre d'individus identifiés = 1.028.

T. l. l. = ♀ : 200, ♂ : 2; T. l. variété à queue longue = ♀ : 2; T. c. = ♀ : 1; T. m. p. = ♀ : 3, ♂ : 1; M. m. = ♀ : 1; M. u. = ♀ : 1; T. r. = ♀ : 5; M. s. s. = ♀ : 1; Th. t. = ♀ : 3; larves = 5; A. d. b. = ♀ : 51, ♂ : 2, larves = 750.

Nombre total d'individus évalué à 20.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 4.160; T. l. variété à queue longue = 50; T. c. = 20; T. m. p. = 60; M. m. = 20; M. u. = 20; T. r. = 110; M. s. s. = 20; Th. t. = 40; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 15.500.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 6.890; T. l. variété à queue longue = 70; T. c. = 80; T. m. p. = 200; M. m. = 70; M. u. = 20; T. r. = 110; M. s. s. = 20; Th. t. = 40; A. d. b. (♂, ♀ et larves) = 32.500.

Total : 40.000.

f) Testudo gnaeca zarudnyi 96 Q.

Tortue de sexe non déterminé, longue de 23 cm; origine : Téhéran; morte naturellement le 1-2-1964 après 1 an de captivité; le côlon contient des particules alimentaires noires très fines.

Il est divisé en 2 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 317.

T. l. l. = ♀ : 113; T. l. variété à queue longue = ♀ : 11; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 8; T. c. = ♀ : 18, ♂ : 2; T. m. p. = ♀ : 8, ♂ : 3; T. r. = ♀ : 3, ♂ : 2; Th. t. = ♀ : 6, ♂ : 2; larves = 131; A. d. b. = ♀ : 1, ♂ : 1, larves = 8.

Nombre total de vers évalué à 700.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 250; T. l. variété à queue longue = 50; T. c. = 40; T. m. p. = 15; T. r. = 5; Th. t. = 10; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 22.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 228.

T. l. l. = ♀ : 68, ♂ : 10; T. l. variété à queue longue = ♀ : 7; T. c. = ♀ : 36, ♂ : 3; T. m. p. = ♀ : 22, ♂ : 11; M. m. = ♀ : 1; T. r. = ♀ : 3; Th. t. = ♀ : 6, ♂ : 2; larves = 25; A. d. b. = ♀ : 2, larves = 32.

Nombre total de vers évalué à 1.000.

Source : MNHN, Paris

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 290; T. l. variété à queue longue = 40; T. c. = 160; T. m. p. = 100; M. m. = 5; T. r. = 10; Th. t. = 25; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 150.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 540; T. l. variété à queue longue = 90; T. c. = 200; T. m. p. = 115; M. m. = 5; T. r. = 15; Th. t. = 35. A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 170.

Total : 1.000.

g) Testudo graeca zarudnyi 25 Q.

Mâle de 23,5 cm de long; origine : Téhéran; sacrifié le 27-5-1963 après 4 mois de captivité.

Le côlon a été divisé en 2 portions :

Portion I : cette partie contient de très nombreux Atractides et peu d'Oxyures : sur 183 individus identifiés, nous avons trouvé : A. d. b. = ♀ : 95 (la plupart des femelles sont juvéniles et ne contiennent pas de larves); ♂ : 31, larves : 50; Oxyures : 7, dont T. l. = ♀ : 4, ♂ : 1; T. c. = ♀ : 2.

Pour avoir une meilleure idée de la composition en Oxyures, nous avons ensuite identifié les Oxyures d'un échantillon, en ne comptant pas les Atractides, ce qui nous a permis de faire un compte plus rapide; 74 Oxyures ont été identifiés :

T. l. = ♀ : 31, ♂ : 9; T. c. = ♀ : 2, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 1, ♂ : 2; Th. t. = ♀ : 2, ♂ : 2; larves = 24.

La quantité totale de larves de vers de cette partie a été évaluée à 90.000, ce qui donne approximativement 3.500 ♀ d'Oxyures, réparties de la manière suivante : T. l. = 3.000; T. c. = 200; T. m. p. = 100; Th. t. = 200; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 86.500.

Portion II : sur 416 individus identifiés, nous avons trouvé 370 Atractides (♂, ♀ et larves) et 46 Oxyures.

Nous avons ensuite identifié les Oxyures d'un échantillon, en ne comptant pas les Atractides, 114 Oxyures ont été identifiés :

T. l. = ♀ : 37, ♂ : 32; T. c. = ♀ : 4, ♂ : 2; T. m. p. = ♂ : 1; T. r. = ♀ : 4; Th. t. = ♀ : 2; larves = 32.

La quantité totale de vers de cette partie a été évaluée à 36.000, ce qui donne approximativement 4.000 ♀ d'Oxyures, réparties de la façon suivante (les espèces T. m. p. et T. r. sont présentes dans cette partie puisque nous avons trouvé des mâles, nous les faisons donc figurer dans le compte total, en remplaçant les ♂ que nous avons trouvés par des ♀ : T. l. = 3.400; T. c. = 370; T. m. p. = 10; T. r. = 20; Th. t. = 200; A. d. b. (♂, ♀ et larves) = 32.000.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. = 6.400; T. c. = 570; T. m. p. = 110; T. r. = 20; Th. t. = 100; A. d. b. (♂, ♀ et larves) = 118.500.

Total : 126.000.

Source : MNHN, Paris

h) Testudo graeca zarudnyi 109 Q.

Tortue de sexe non déterminé, longue de 24 cm; origine : Téhéran; sacrifiée le 7-8-1964 après un an et demi de captivité; a été placée pendant 3 mois en contact avec des Tortues malgaches (104 Q et 105 Q) avant d'être sacrifiée.

Le côlon contient de nombreux débris de salade. Tous les Oxyures ont été mêlés.

Nombre d'individus identifiés = 364.

T. l. = ♀ : 185, ♂ : 36; T. c. = ♀ : 35, ♂ : 21; T. m. p. = ♀ : 21, ♂ : 8; T. d. d. = ♀ : 5, ♂ : 1; T. r. = ♀ : 12; Th. t. = ♀ : 5, ♂ : 3; larves = 16; A. d. b. = ♀ : 14, ♂ : 1, larves : 1.

Nombre total de vers évalué à 5.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. = 2.470; T. c. = 470; T. m. p. = 280; T. d. d. = 60; T. r. = 160; Th. t. = 60; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 200.

i) Testudo graeca zarudnyi 40 Q.

Mâle de 27 cm de long; origine : Téhéran; sacrifiée le 26-3-1963 après 1 mois 1/2 de captivité; le côlon est divisé en 3 portions :

Portion I : dans cette partie, les débris alimentaires sont à peu près inexistants.

Nombre d'individus identifiés = 476.

T. l. l. = ♀ : 30, T. l. variété à queue longue = ♀ : 18; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 5; T. c. = ♀ : 26, ♂ : 5; T. m. p. = ♀ : 3, ♂ : 2; Th. t. = ♀ : 1, larves = 20; A. d. b. = ♀ et larves : 266, ♂ : 100.

Nombre total de vers évalué à 150.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 13.430; T. l. variété à queue longue = 8.100; T. c. = 11.690; T. m. p. = 1.330; Th. t. = 450; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 115.000.

Portion II : dans cette partie, les débris alimentaires sont agglomérés en une grosse masse noire à laquelle sont mêlés les vers.

Nombre d'individus identifiés = 410.

T. l. l. = ♀ : 53; T. l. variété à queue longue = ♀ : 3; T. l. (♂ des 2 variétés groupés) = 3; T. c. = ♀ : 11, ♂ : 2; T. d. d. = ♂ : 1; M. m. = ♀ : 9; T. r. = ♀ : 8, ♂ : 1; larves = 8; A. d. b. = ♀ et larves : 236, ♂ : 75.

Nombre total de vers évalué à 25.000, ce qui donne approximativement 6.000 ♀ d'Oxyures réparties de la façon suivante : (l'espèce T. d. d. est présente dans cette partie puisque nous avons trouvé 1 ♂, nous l'avons donc fait figurer dans le compte total en remplaçant le ♂ par une ♀) :

T. l. l. = 3.740; T. l. variété à queue longue = 210; T. c. = 780; T. d. d. = 70; M. m. = 640; T. r. = 560; A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 19.000.

Portion III : Les vers de cette partie sont très peu nombreux; 22 individus sont identifiés :

M. m. = ♀ : 3; A. d. b. = ♀ : 19.

Source : MNHN, Paris

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

(La portion III, très pauvre en Oxyures, a été négligée dans le compte total.)

T. l. l. = 17.170; T. l. variété à queue longue = 8.310; T. c. = 12.470; T. m. p. = 1.330; T. d. d. = 70; M. m. = 640; T. r. = 560; Th. t. = 450.

Total : 41.000 femelles d'Oxyures

A. d. b. (♀, ♂ et larves) = 134.000.

j) TESTUDO GRAECA ZARUDNYI 53 Q.

Tortue de sexe non déterminé, de grande taille; origine : Téhéran; morte naturellement le 23-4-1963 après deux mois 1/2 de captivité.

Tous les vers du côlon ont été mêlés.

1.032 vers sont identifiés, répartis de la façon suivante :

A. d. b. = ♀ et larves : 900, ♂ : 60; Oxyures = 72.

101 Oxyures sont ensuite identifiés, répartis de la manière suivante :

T. l. l. = ♀ : 72, ♂ : 14; T. c. = ♀ : 5, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 2, ♂ : 1; T. d. d. = ♀ : 1; M. m. = ♀ : 1; T. r. = ♂ : 1; Th. t. = ♀ : 2; larve = 1.

Nombre total de vers évalué à 95.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 6.000; T. c. = 420; T. d. d. = 100; T. m. p. = 200; M. m. = 80; T. r. = 20; Th. t. = 180; A. d. b. = 88.000.

5. *Résultats obtenus chez les* **Testudo hermanni** *romaines*

a) TESTUDO HERMANNI 16 Q.

Femelle de 14 cm de long; origine : Rome; sacrifiée le 9-1-1963; la durée de sa captivité à Rome nous est inconnue; le côlon contient des débris verts très fins et 35 Oxyures répartis de la manière suivante :

T. l. = ♀ : 1; T. c. = ♀ : 1; T. m. p. = ♀ : 23, ♂ : 2; larves = 8.

b) TESTUDO HERMANNI 17 Q.

Femelle de 14 cm de long; origine : Rome; sacrifiée le 26-2-1963; la durée de sa captivité à Rome nous est inconnue; le côlon contient des débris de salade très fins mêlés aux Oxyures; il est divisé en 2 portions :

Portion I : la partie I contient environ 300 Oxyures; ils sont presque tous identifiés = 282.

T. l. l. = ♀ : 5, ♂ : 6; T. l. p. = ♀ : 29, ♂ : 2; T. l. s. = ♀ : 26; T. c. = ♀ : 93, ♂ : 4; T. m. p. = ♀ : 77, ♂ : 17; Th. t. = ♀ : 5; larves = 15; A. d. dac. ♀ : 3.

Portion II : cette partie contient 27 Oxyures :

T. l. l. = ♀ : 3; T. l. p. = ♀ : 6; T. l. s. = ♀ : 9; T. c. = ♀ : 4; T. m. p. = ♀ : 1, ♂ : 1; Th. t. = ♀ : 1; larves = 2.

Source : MNHN, Paris

Composition de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 8; T. l. p. = 35; T. l. s. = 35; T. c. = 97; T. m. p. = 78; Th. t. = 6; A. d. dac. = 3.

Total : 262.

6. *Résultats obtenus chez les* **Testudo horsfieldii** *achetées dans le commerce*

a) Testudo horsfieldii 63 Q.

Mâle long de 11 cm; origine : inconnue; mort naturellement le 11-10-1963 après 5 mois de captivité au laboratoire.

Le côlon a été divisé en 3 segments délimités comme l'indique la figure 81, B; nous voyons que la portion 1 habituelle a été elle-même divisée en 2 zones a et b.

Portion I, zone a : cette partie est complètement dépourvue de matières alimentaires.

Nombre d'individus identifiés = 207.

T. l. l. = ♀ : 1, ♂ : 1; T. l. p. = ♀ : 28; T. c. = ♀ : 1; T. m. p. = ♀ : 46, ♂ : 8; T. d. d. = ♀ : 75, ♂ : 4; M. m. = ♀ : 2, ♂ : 1; M. u. = ♀ : 35; Al. n. u. = ♀ : 1; Th. t. = ♂ : 1; larves = 3.

Nombre total de femelles évalué à 1.500.

Nombre de femelles de chaque espèce : (nous avons représenté l'espèce Th. t. en remplaçant le ♂ trouvé par une ♀).

T. l. l. = 10; T. l. p. = 210; T. c. = 10; T. m. p. = 360; T. d. d. = 600; M. m. = 20; M. u. = 270; Al. n. n. = 10; Th. t. = 10.

Zone b : cette partie contient des matières alimentaires fines et brunâtres mêlées aux Oxyures.

Nombre d'individus identifiés = 226.

T. l. l. = ♀ : 11, ♂ : 3; T. l. p. = ♀ : 9, ♂ : 2; T. c. = ♀ : 27, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 71, ♂ : 19; T. d. d. = ♀ : 48, ♂ : 2; M. m. = ♀ : 2, ♂ : 1; M. u. = ♀ : 25; Th. t. = ♀ : 1; larves = 4.

Nombre total de femelles évalué à 5.500.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. : 310; T. l. p. : 260; T. c. : 760; T. m. p. : 2.000; T. d. d. : 1.370; M. m. : 70; M. u. : 700; Th. t. : 30.

Portion II : cette partie contient également des matières alimentaires fines et brunâtres mêlées aux Oxyures.

Nombre d'individus identifiés = 249.

T. l. l. = ♀ : 141, ♂ : 16; T. l. p. = ♀ : 4, ♂ : 4; T. c. = ♀ : 41, ♂ : 4; T. m. p. = ♂ : 1; T. d. d. = ♀ : 4; M. m. = ♀ : 1, ♂ : 1; M. u. = ♀ : 5, ♂ : 1; T. r. = ♀ : 4, ♂ : 2; Al. n. n. = ♀ : 1; larves : 19.

Nombre total de femelles évalué à 13.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 9.100; T. l. p. = 250; T. c. = 2.650; T. d. d. = 250; M. m. = 60; M. u. = 380; T. r. = 250; Al. n. n. = 60.

Source : MNHN, Paris

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 9.420; T. l. p. = 720; T. c. = 3.420; T. m. p. = 2.360; T. d. d. = 2.220; M. m. = 150; M. u. = 1.350; T. r. = 250; Al. n. n. = 70; Th. t. = 40.

Total : 20.000.

b) TESTUDO HORSFIELDII 64 Q.

Mâle long de 13 cm; origine : inconnue; sacrifié le 6-11-1963 après 6 mois de captivité au laboratoire; le côlon est divisé en 2 portions :

Portion I :

Nombre d'individus identifiés = 232.

T. l. l. = ♀ : 75, ♂ : 1; T. l. p. = ♀ : 27; T. c. = ♀ : 60; T. m. p. = ♀ : 40, ♂ : 1; T. d. d. = ♀ : 2; M. u. = ♀ : 11; larves = 1; A. d. d. = ♀ : 3, larves = 11.

Nombre total de vers évalué à 15.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 4.880; T. l. p. = 1.760; T. c. = 3.900; T. m. p. = 2.600; T. d. d. = 130;M. m. = 8; M. u. = 730; M. l. = 7; A. d. d. (♀, ♂ et larves) = 1.000.

(Un examen rapide de l'ensemble des Oxyures de cette partie a montré la présence de *Mehdiella longissima*, nous la faisons donc figurer en très petite quantité dans le compte total.)

Portion II : cette partie est très pauvre en vers.

Nombre d'individus identifiés = 44.

T. l. l. = ♀ : 1; T. c. = ♀ : 11; T. m. p. = ♀ : 2; M. u. = ♀ : 14; T. r. = ♀ : 10; M. l. = ♀ : 4; larve = 1; A. d. d. = larve : 1.

Nombre total de femelles évalué à 200.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 5; T. c. = 52; T. m. p. = 9; M. u. = 67; T. r. = 48; M. l. = 19.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T l. l. = 4.885; T. l. p. = 1.760; T. c. = 3.952; T. m. p. = 2.609; T. d. d. = 130; M. m. = 8; M. u. = 797; T. r. = 48; M. l. = 26; A. d. d. = 1.000.

Total : 15.000.

c) TESTUDO HORSFIELDII 62 Q.

Femelle longue de 14 cm; origine inconnue; sacrifiée le 28-5-1963 après 15 jours de captivité au laboratoire. Le côlon a été divisé en 4 portions :

Portion I : cette partie contient des matières alimentaires fines et brunâtres mêlées aux Oxyures.

Nombre d'individus identifiés = 524.

T. l. l. = ♀ : 72, ♂ : 2; T. l. p. = ♀ : 25; T. c. = ♀ : 193, ♂ : 12; T. m. p. = ♀ : 144, ♂ : 11; T. d. d. = ♀ : 10; M. u. = ♀ : 3, ♂ : 1; Al. n. n. = ♀ : 2; larves = 43; A. d. dac = larves : 6.

Nombre total de femelles évalué à 15.000.

Source : MNHN, Paris

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 2.400; T. l. p. = 840; T. c. = 6.450; T. d. d. = 330; T. m. p. = 4.810; M. u. = 100; Al. n. n. = 70; A. d. dac. = larves : 200.

Portion II : cette partie contient également des matières alimentaires brunâtres mêlées aux Oxyures.

Nombre d'individus identifiés = 230.

T. l. l. = ♀ : 144, ♂ : 4; T. l. p. = ♂ : 4; T. c. = ♀ : 1, ♂ : 2; T. m. p. = ♀ : 3, ♂ : 3; T. d. d. = ♀ : 2, ♂ : 1; M. u. = ♀ : 6, ♂ : 1; T. r. = ♀ : 15, ♂ : 1; Al. n. n. = ♀ : 3; Th. t. = ♀ : 1, ♂ : 1; larves = 38.

Portion III : dans cette partie, les Oxyures sont peu nombreux et les débris alimentaires abondants.

Nombre d'individus identifiés = 42.

T. l. l. = ♀ : 15, ♂ : 6; T. c. = ♀ : 4; T. m. p. = ♂ : 3; M. u. = ♂ : 1; T. r. = ♀ : 1; M. s. s. = ♀ : 5; larves = 7.

Portion IV : dans cette partie, on trouve une grosse masse noire et quelques Oxyures.

Nombre d'individus identifiés = 45.

T. l. l. = ♀ : 12, ♂ : 4; T. c. = ♀ : 3, ♂ : 1; T. m. p. = ♀ : 4, ♂ : 2; T. r. = ♀ : 2, ♂ : 1; M. s. s. = ♀ : 11; larves = 5.

Les parties II, III et IV ont été groupées; la somme des ♀ de l'ensemble de ces 3 parties a été évaluée à 15.000; nombre de femelles de chaque espèce dans les parties II, III et IV :

T. l. l. = 11.260; T. c. = 530; T. m. p. = 650; T. d. d. = 130; M. u. = 500; T. r. = 1.120; M. s. s. = 530; Al. n. n. = 200; Th. t. = 80.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 13.660; T. l. p. = 840; T. c. = 6.980; T. m. p. = 5.460; T. d. d. = 460; M. u. = 600; T. r. = 1.120; M. s. s. = 530; Al. n. n. = 270; Th. t. = 80.

Total : 30.000.

d) Testudo horsfieldii 65 Q.

Mâle long de 14 cm; origine : inconnue; sacrifié le 17-6-1963 après 1 mois de captivité au laboratoire.

Le côlon a été divisé en 2 portions :

Portion I : dans cette partie, les débris alimentaires sont assez grands.

Nombre d'individus identifiés = 316.

T. l. l. = ♀ : 139, ♂ : 5; T. l. p. = ♀ : 13, ♂ : 4; T. c. = ♀ : 45, ♂ : 3; T. m. p. = ♀ : 18; T. d. d. = ♀ : 5, ♂ : 2; M. u. = ♀ : 12; T. r. = ♂ : 2; larves = 68.

Nombre total de femelles évalué à 20.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 11.870; T. l. p. = 1.110; T. c. = 3.860; T. m. p. = 1.560; T. d. d. = 420; M. u. = 1.020; T. r. = 160.

Source : MNHN, Paris

Portion II : dans cette partie, les débris alimentaires sont plus fins.

Nombre d'individus identifiés = 198.

T. l. l. = ♀ : 126, ♂ : 5; T. l. p. = ♀ : 7, ♂ : 3; T. c. = ♀ : 9; M. m. = ♀ : 1; M. u. = ♀ : 2; T. r. = ♀ : 19; M. s. s. = ♀ : 19, ♂ : 1; larves = 6.

Nombre total de femelles évalué à 20.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. l. l. = 13.770; T. l. p. = 770; T. c. = 980; M. m. = 100; M. u. = 220; T. r. = 2.080; M. s. s. = 2.080.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. l. l. = 25.640; T. l. p. = 1.880; T. c. = 4.840; T. m. p. = 1.560; T. d. d. = 420; M. m. = 100; M. u. = 1.240; T. r. = 2.240; M. s. s. = 2.080.

Total : 40.000.

B. — CONSTATATIONS GÉNÉRALES

Les résultats exposés dans le sous-chapitre précédent mettent en évidence en premier lieu l'extrême abondance des individus qui parasitent un hôte en bon état physiologique; d'après nos évaluations approximatives, le nombre des individus dans le côlon d'une Tortue en bon état varie de 5.000 à 200.000; Forstner (1960) juge que ce nombre atteint rarement moins de 5.000 et Dubinina (1949) estime qu'il peut atteindre 335.000.

En second lieu, nous trouvons ici un foisonnement d'espèces très voisines. Si nous exceptons l'espèce *Tachygonetria weissi*, décrite par Seurat et qui n'a jamais été rencontrée depuis, il existe chez les Tortues paléarctiques 14 espèces dont 8 appartiennent au genre *Tachygonetria* et 4 au genre très voisin *Mehdiella*, 2 espèces de *Tachygonetria* se subdivisant elles-mêmes en sous-espèces; les 2 autres espèces, *Alaeuris numidica* et *Thaparia thapari* sont également très proches des *Tachygonetria*. Ces espèces cohabitent dans un même individu hôte, le nombre d'espèces différentes présentes chez une Tortue variant de 7 à 11; chez les Tortues marocaines où il existe 3 sous-espèces de *Tachygonetria longicollis* et 2 sous-espèces de *T. conica*, nous avons 15 formes différentes dans une même Tortue.

Ces différentes espèces d'Oxyures se trouvent seules chez les Tortues jeunes; chez les Tortues âgées, il s'y ajoute une espèce de la famille des *Atractides*.

En troisième lieu, nous constatons que si la plupart des espèces se trouvent chez toutes les Tortues, elles sont représentées d'une manière très inégale, certaines espèces étant très abondantes alors que d'autres se trouvent seulement en quelques exemplaires, et il est remarquable de noter que, à part certaines exceptions dont nous parlerons plus loin, les quantités relatives des différentes espèces se retrouvent plus ou moins constantes chez toutes les Tortues, c'est-à-dire que ce sont toujours les mêmes espèces qui sont en nombre dominant.

Nous avons mis ces faits en évidence :

1° D'une part, en effectuant pour chaque espèce la somme totale des femelles présentes chez toutes les Tortues étudiées; nous avons obtenu les résultats suivants : *Tachygonetria longicollis* : 162.578; *Tachygonetria*

Source : MNHN, Paris

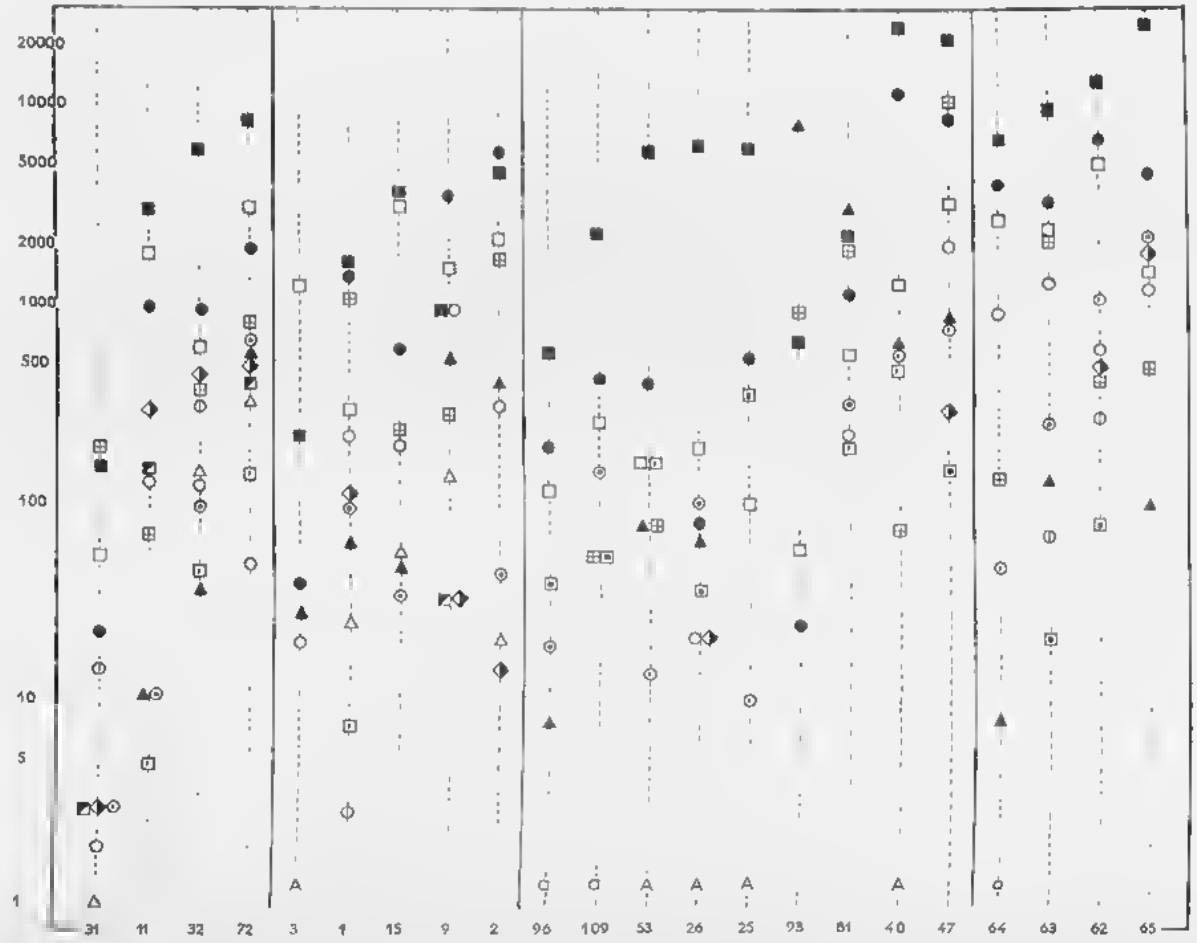


FIG. 82. — *Composition de la population des différentes Tortues paléarctiques étudiées.*

Chaque Tortue est représentée par une ligne verticale sur laquelle nous avons porté les logarithmes du nombre de femelles des différentes espèces, chaque espèce étant représentée par un symbole particulier (voir la liste des symboles tableau n° 6). Nous avons dû avoir recours aux logarithmes pour avoir toutes les espèces représentées sur un graphique de dimensions normales, mais ceci entraîne d'une part que l'écart entre les espèces les plus abondantes et les espèces les plus rares paraît beaucoup moins grand qu'il ne l'est en réalité, et d'autre part que dans le cas des espèces peu abondantes, un faible écart dans le nombre d'individus d'une espèce chez 2 Tortues différentes apparaîtra très nettement sur le graphique, alors qu'il sera simplement dû souvent au manque de précision de nos évaluations; nous devons donc tenir compte de ces faits dans l'appréciation du graphique. Les lignes verticales en traits forts séparent les Tortues des différentes régions géographiques.

L'espèce *Atractis ducigluris* n'a pas été figurée sur les graphiques; sa présence chez une Tortue est simplement signalée au bas de la ligne verticale correspondante par A (Atractides en nombre dominant) ou a (Atractides en petit nombre).

Source : MNHN, Paris

conica : 59.694; *Tachygonetria macrolaimus* : 32.697; *Tachygonetria dentata* : 22.030; *Mehdiella microstoma* : 15.516; *Mehdiella uncinata* : 8.426; *Tachygonetria robusta* : 6.789; *Mehdiella stylosa* : 4.408; *Thaparia thapari* : 1.833; *Tachygonetria numidica* : 837; *Alaeuris numidica* : 743; *Tachygonetria seurati* : 638; *Mehdiella longissima* : 19;

2° D'autre part, en représentant graphiquement (fig. 82) la composition de la population de chacune des Tortues.

Nous voyons ainsi que nous pouvons distinguer schématiquement 3 catégories d'espèces :

1. Espèces abondantes

4 espèces sont abondamment représentées : *T. longicollis*, *T. conica*, *T. macrolaimus* et *T. dentata*.

T. longicollis considérée dans son ensemble, se trouve de beaucoup la plus abondante dans 15 des 23 Tortues étudiées et vient en seconde ou troisième position chez la plupart des autres Tortues; nous avons distingué les sous-espèces de *T. longicollis* chez 15 Tortues; la somme des femelles de l'espèce chez ces 15 Tortues atteint 139.236 individus, répartis de la façon suivante : *T. longicollis longicollis* : 115.504; *T. longicollis pusilla* : 20.202; *T. longicollis setosa* : 3.530; nous voyons donc que les 2 sous-espèces *T. longicollis longicollis* et *T. longicollis pusilla* considérées séparément font toutes deux partie des espèces abondantes, *T. longicollis longicollis* venant nettement en première position; par contre, *T. longicollis setosa* ne se rencontre que dans certaines régions, où elle est généralement en assez faible quantité.

T. conica et *T. macrolaimus* viennent chez la plupart des Tortues en seconde ou troisième position, après *T. longicollis*; chez quelques Tortues, elles dépassent même cette espèce et se trouvent en nombre dominant; *T. conica* se subdivise chez les Tortues marocaines en 2 sous-espèces qui, chez la Tortue 72 Q, où nous avons distingué les 2 sous-espèces dans nos comptes, se trouvent en quantités à peu près égales.

T. dentata n'est abondamment représentée que chez les Tortues jeunes, où elle occupe parfois la première place, et disparaît complètement chez les Tortues âgées; nous envisagerons plus loin les causes de ce phénomène.

2. Espèces peu abondantes

4 espèces sont peu abondantes. Parmi celles-ci, nous devons considérer à part *M. microstoma* : cette espèce est généralement en faible quantité, mais elle se trouve en nombre dominant chez les Tortues 81 Q et 93 Q, surtout chez 93 Q où elle est presque la seule représentée (8.000 femelles de *M. microstoma* sur un total de 10.000 femelles).

Les 3 espèces *M. uncinata*, *T. robusta* et *M. stylosa* ne sont jamais très abondantes, mais sont généralement relativement bien représentées; *M. uncinata* semble comme *T. dentata* être éliminée chez les Tortues âgées.

Source : MNHN, Paris

3. Espèces très peu abondantes

Les 5 dernières espèces sont toujours en très faible quantité; *Th. thapari* est présente en petit nombre dans toutes les régions et chez les Tortues de tous âges, alors qu'*Al. numidica* semble n'exister que chez les Tortues les plus petites et que *T. numidica*, *T. seurati* et *M. longissima* sont localisées à certaines régions géographiques.

C. — VARIATIONS DE L'ÉQUILIBRE SUIVANT DIFFÉRENTS FACTEURS

1. L'âge de l'hôte

Nous devons envisager d'une part l'évolution quantitative, d'autre part l'évolution qualitative de la population suivant l'âge des Tortues.

L'évolution quantitative a été bien étudiée par Dubinina (1949) qui a eu à sa disposition des *Testudo horsfieldii* de tous âges depuis les plus jeunes prises à la sortie des terriers jusqu'à celles de 20 ans et plus.

Dubinina constate que chez ces Tortues, la première infestation coïncide avec le début de l'alimentation végétarienne; au cours de la 2e année, le nombre des vers du côlon est en moyenne de 730 et atteint 1.000 au maximum; l'intensité de l'infestation augmente ensuite avec l'âge de l'hôte, cette augmentation s'accélérant quand les Tortues atteignent 11 ans, âge qui correspond à l'apparition en grande quantité des *Atractis*.

Au point de vue qualitatif, la plupart des espèces envahissent les Tortues à partir de leur 2e année et se retrouvent dans les mêmes proportions relatives chez les Tortues de tous les âges.

Cependant, 5 espèces ont un comportement particulier en fonction de l'âge de l'hôte; nous allons envisager successivement les cas de ces espèces en essayant d'interpréter leur comportement.

a) Alaeuris numidica

Alaeuris numidica ne s'est jamais trouvée présente dans nos observations chez les Tortues de grande taille, mais elle est toujours très rare, et il nous est difficile de tirer de ces observations une règle générale. Nous noterons cependant que cette espèce appartient précisément au seul genre qui ne soit pas spécifique de Tortues herbivores; sa présence élective chez les Tortues jeunes est peut-être en rapport avec le fait que celles-ci peuvent présenter un régime en partie carnivore, alors qu'elles deviennent strictement herbivores à l'état adulte.

b) Mehdiella microstoma

Dubinina signale que cette espèce est seule présente chez les jeunes Tortues d'un an. Ce fait est vraisemblablement lié à un régime particulier aux très jeunes Tortues, car nous verrons ultérieurement que *M. microstoma* est une espèce qui vit à proximité de la muqueuse intestinale et paraît avoir une grande tolérance quant à la constitution du bol alimentaire.

Source : MNHN, Paris

c) Atractis dactyluris : particularités du parasitisme. Hypothèses sur le cycle évolutif.

1. *Particularités du parasitisme :*

Nous constatons avec Dubinina que l'espèce *Atractis dactyluris* est complètement absente chez les Tortues jeunes, alors qu'elle envahit le côlon des Tortues de grande taille; chez celles-ci, elle se trouve presque toujours en nombre dominant, les Oxyures ne constituant plus qu'une très faible portion de la population (nous constatons cependant que la quantité totale des Oxyures ne diminue pas, seul baisse leur pourcentage par rapport à l'ensemble de la population).

Le phénomène apparaît nettement si nous consultons nos résultats numériques : parmi les *Testudo graeca graeca*, la seule Tortue qui possède des *Atractis* (3 Q) est précisément la plus longue de celles que nous avons autopsiées (20 cm); parmi les *Testudo graeca zarudnyi*, sur les 10 Tortues autopsiées, les 6 qui possèdent des *Atractis* sont celles dont la longueur dépasse 21 cm; chez les *Testudo horsfieldii* par contre, la Tortue 64 Q, chez laquelle on observe un début d'invasion par les *Atractis*, ne mesure que 13 cm, alors que 62 Q et 65 Q, longues de 14 cm, en sont indemnes; la différence de taille entre ces Tortues est cependant légère et nous devons considérer que l'âge de l'invasion présente une certaine variation individuelle.

D'après Dubinina, c'est chez les Tortues de 11 ans que l'espèce fait son apparition, et elle devient dominante quand les Tortues atteignent 14 ans.

2. *Hypothèses sur le cycle évolutif :*

D'après notre conception, ce comportement très aberrant découle directement des particularités du cycle évolutif. Nous n'avons pu élucider celui-ci directement de façon expérimentale; mais nous proposons ici une interprétation qui rende compte des particularités morphologiques des *Atractis* et des faits observés au cours des autopsies successives.

Nous avons vu dans la première partie que les Atractides étaient vivipares et se reproduisaient par cycle endoxène; en effet, comme nous l'avions observé pour *Grassenema* par exemple (Petter, 1959), les larves qui sont dans l'utérus des femelles mûres sont au 3e stade larvaire et nous trouvons dans l'organe parasité tous les stades ultérieurs du développement, ce qui prouve que tout le cycle peut s'effectuer sur place sans passage dans le milieu extérieur.

Ce mode de développement endoxène est connu dans différents groupes de Nématodes parasites, et, ainsi que l'admettent Chabaud, Golvan, Bain et Brygoo (1965), il s'agit d'une hyperspécialisation liée à un phénomène de pœcilogonie; ainsi, chez *Tachygonetria vivipara* (Wedl), parasite d'Uromastix, Seurat (1913) a montré l'existence de femelles ovipares se reproduisant suivant un exocycle primitif et de femelles vivipares pondant des larves effectuant un endocycle surajouté. Ce qui caractérise la biologie des Atractides réside dans la disparition du cycle primitif ovipare (personne n'a retrouvé les larves pédogénétiques ovipares décrites par Macé (1887)). Le cycle endoxène assure un peuplement massif de l'animal parasité, mais nous ne trouvons dans les matières fécales aucune des formes particulières (œuf ou 3e stade larvaire) qui, chez les autres Nématodes, sont adaptées à la résistance dans le milieu extérieur et assurent la contamination d'hôtes neufs; chez les *Atractis*, la transmission semble se faire simplement par des

Source : MNHN, Paris

femelles gravides ou des larves éliminées accidentellement dans les selles; ces larves ne sont pas des formes de conservation et ne résistent pas longtemps au dessèchement dans le milieu extérieur; l'infestation d'un hôte nouveau est donc très difficile puisqu'il n'y a pas de forme infestante spécialisée. Nous sommes donc amenée à admettre que la transmission d'une Tortue à l'autre ne peut s'effectuer que lorsqu'il y a voisinage étroit entre elles et pourrait ne se produire normalement qu'au moment de la reproduction, ce qui expliquerait pourquoi les Tortues jeunes sont indemnes.

L'envahissement rapide des Tortues dès l'apparition des *Atractis* s'explique également par le cycle endoxène de ces Nématodes : la multiplication dans l'hôte paraît s'effectuer en effet suivant une progression géométrique dont la raison est d'environ 2 ou 3 (le nombre de larves présentes dans une femelle variant de 3 à 5).

D'après nos propres comptes et ceux de Dubinina, nous pouvons admettre que, chez les Tortues de 18-20 ans, le nombre d'*Atractis* du côlon atteint une centaine de mille; le fait que ce nombre soit atteint en quelques années s'explique aisément si nous supposons qu'il existe une ou deux générations d'*Atractis* par an; en faveur de cette hypothèse, nous constatons que, dans une Tortue donnée, la plupart des spécimens se trouvent au même stade; ainsi, chez les Tortues 26 Q, 96 Q et 25 Q, les mâles adultes et les femelles gravides sont extrêmement rares, la plupart des spécimens sont soit des larves, soit des jeunes femelles dont l'utérus est vide.

Supposons que la première infestation d'une Tortue par une femelle d'*Atractis* s'effectue dans sa douzième année, âge de la maturité génitale; si nous admettons que la multiplication se fait suivant une progression géométrique de raison 3 et qu'il existe 2 générations d'*Atractis* par an, le nombre des *Atractis* atteindra 60.000 au cours de la 17e année. A ce moment, l'élimination mécanique d'une partie des individus à laquelle s'ajoute l'élimination hivernale constatée par Dubinina amenuisent de plus en plus l'effet de la multiplication et le nombre d'individus se stabilise aux environs de 200.000 vers la vingtième année (fig. 83).

En conclusion, nous interprétons le cycle des Atractides comme dérivant de cycles pœcilogoniques; le parasitisme massif dû à l'endocycle aboutit à une dissémination de formes mal adaptées à la transmission dans le milieu extérieur, mais suffisamment nombreuses pour rendre le cycle ovipare primitif secondairement inutile. Cette biologie aberrante paraît pouvoir expliquer les particularités constatées dans le parasitisme par les Atractides.

d) Tachygonetria dentata et Mehdiella uncinata : antagonisme sélectif avec les Atractis.

Corrélativement à l'apparition des *Atractis*, nous constatons chez les Tortues de grande taille la disparition de l'espèce *Tachygonetria dentata*, déjà signalée par Dubinina, et semble-t-il, celle de l'espèce *Mehdiella uncinata*, bien que le phénomène apparaisse moins nettement pour cette espèce en raison de sa moins grande abondance.

En fait, la rareté ou l'absence de ces espèces chez les Tortues âgées semble due à un antagonisme avec les Atractides plutôt qu'être directement en rapport avec l'âge des Tortues.

Le phénomène est bien visible sur la figure 82, particulièrement pour *T. dentata* : toutes les Tortues où cette espèce est abondamment représentée

Source : MNHN, Paris

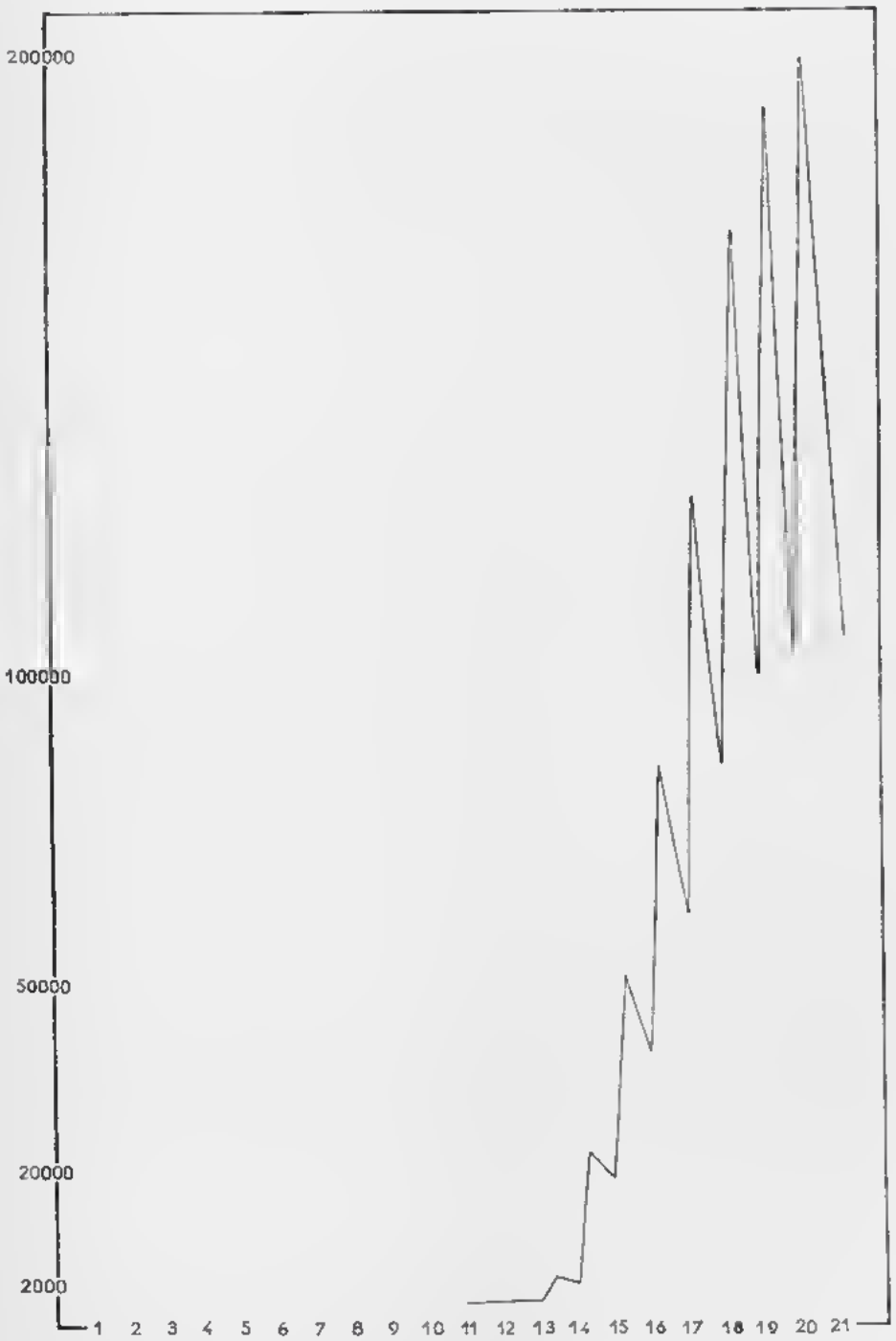


FIG. 83. — Ce graphique traduit notre hypothèse sur le développement des *Atractis* chez les Tortues. Nous avons porté en abscisse l'âge des Tortues et en ordonnée le nombre d'*Atractis* présents.

Les Tortues paraissent ne se contaminer qu'à l'âge d'environ 11 ans (peut-être au moment de la reproduction). La population croît d'abord très rapidement suivant une progression géométrique dont la raison paraît être d'environ 9 (environ 3 larves 2 fois par an). On observe chaque année une baisse du nombre des *Atractis* au cours de l'hibernation. Lorsque la population augmente, l'élimination particulièrement en hiver, devient de plus en plus importante (cf. DUBININA) et, quand les Tortues atteignent 20 ans, le taux d'élimination équilibre à peu près celui des nouvelles naissances.

Source : MNHN, Paris

(nombre de femelles supérieur à 150) sont des Tortues qui ne possèdent pas d'*Atractis*; inversement, si l'on excepte 11 Q, toutes les Tortues où *T. dentata* est en faible quantité ou complètement absent possèdent des *Atractis*; l'espèce *M. uncinata* n'est jamais très abondante, cependant, nous voyons que toutes les Tortues où le nombre de femelles de cette espèce est supérieur à 40 ne renferment pas d'*Atractis*, à l'exception de 64 Q, qui n'en possède elle-même qu'un petit nombre; inversement, les Tortues où *M. uncinata* est absente ou en nombre inférieur à 40 possèdent des *Atractis*, à l'exeeption de 31 Q, Tortue très pauvre en Oxyures de toutes espèces.

Nous avons mis ces faits en évidence sur la figure 84 : nous avons calculé pour 9 *Testudo graeca zarudnyi* le pourcentage du nombre de *T. dentata* et *M. uncinata* par rapport au nombre total d'Oxyures; nous avons ensuite effectué la moyenne de ces pourcentages :

1° Chez les 3 Tortues qui ne possèdent pas d'*Atractis* (47 Q, 81 Q, 93 Q);

2° Chez les 3 Tortues qui possèdent des *Atractis* en quantité inférieure à 40.000 (26 Q, 96 Q, 109 Q);

3° Chez les 3 Tortues qui possèdent des *Atractis* en quantité supérieure à 40.000 (25 Q, 40 Q, 53 Q).

Nous avons obtenu les résultats suivants :

	% *T. dentata*	% *M. uncinata*	Moyenne du nombre d'*Atractis*
1er groupe	19,1	3,3	0
2e groupe	0,5	0,02	11 000
3e groupe	0,3	0,0	113 500

Nous voyons que les pourcentages s'effondrent même pour de faibles quantités d'Atractides.

En faveur d'un antagonisme de ces espèces avec les Atractides plutôt que d'une élimination due simplement à l'âge des Tortues, nous observons par exemple que *T. dentata* est complètement absente chez la *Testudo graeca graeca* 3 Q, longue de 20 cm et très riche en *Atractis*, alors qu'elle est abondante chez la Tortue 9 Q, à peine moins longue (18 cm), mais dépourvue d'*Atractis*; le même phénomène se retrouve entre les *Testudo graeca zarudnyi* 93 Q (20 cm) et 26 Q (22 cm).

2. L'origine géographique de l'hôte

Les variations géographiques de la population sont principalement d'ordre morphologique; ainsi chez plusieurs espèces (*Tachygonetria macrolaimus, T. conica, T. longicollis*), les femelles rencontrées chez les Tortues iraniennes ont la queue plus longue que celles des Tortues des autres régions; de plus, certaines espèces prennent dans chaque région un aspect particulier et constituent des formes vicariantes : c'est le cas d'*Atractis dactyluris* où il existe une sous-espèce en Afrique du Nord, une sous-espèce en Iran et une sous-espèce dans la région transcaspienne; c'est le cas également de la

Source : MNHN, Paris

sous-espèce *Tachygonetria longicollis pusilla* qui présente une variété nord-africaine et une variété transcaspienne; ces cas ont été étudiés en détail dans le chapitre concernant la spéciation géographique (Première partie, chapitre IV).

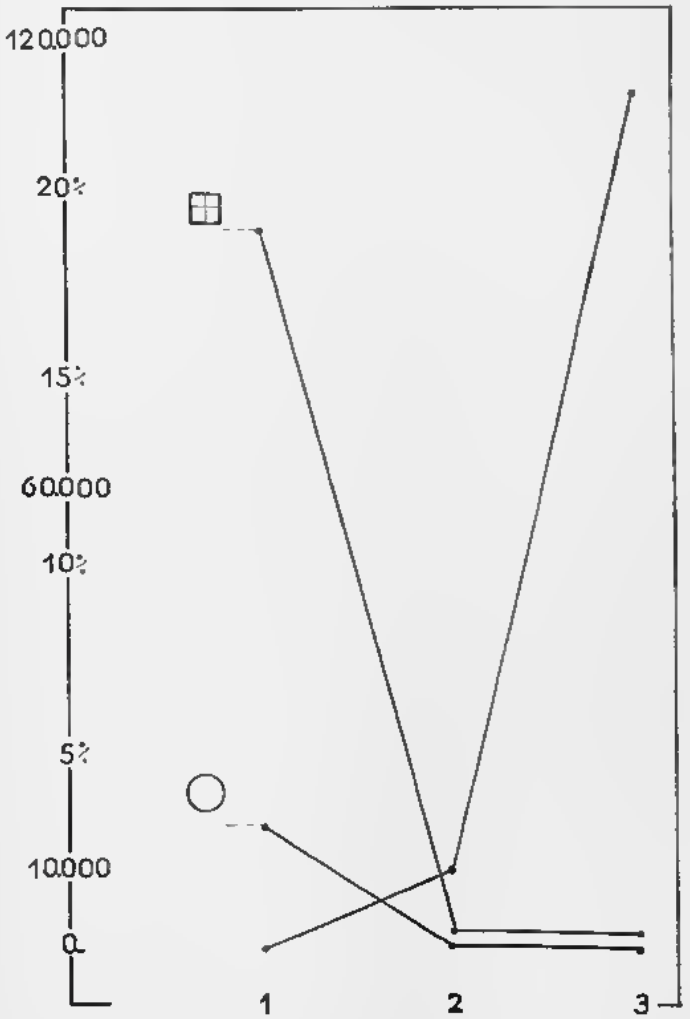


Fig. 81. — *Antagonisme sélectif entre les Atractis et les 2 espèces d'Oxyures: Tachygonetria dentata et Mehdiella uncinata.*

En abscisses :

1 : moyenne des 3 Tortues iraniennes n'ayant pas d'*Atractis*.

2 : moyenne des 3 Tortues iraniennes ayant entre 100 et 40 000 *Atractis*.

3 : moyenne des 3 Tortues iraniennes ayant plus de 40 000 *Atractis*.

En ordonnées :

Ligne A : nombre d'*Atractis*.

Ligne du cercle : % du nombre de *Mehdiella uncinata* par rapport au nombre total d'Oxyures.

Ligne du carré : % du nombre de *Tachygonetria dentata* par rapport au nombre total d'Oxyures.

Source : MNHN, Paris

FIG. 85. — Ce graphique montre que l'abondance de chaque espèce reste assez constante quelle que soit la région.

La hauteur de chaque colonne représente l'abondance (moyenne des résultats obtenus chez les différentes Tortues étudiées) d'une espèce dans une région; cette abondance est exprimée en pourcentages du nombre de femelles de l'espèce par rapport au nombre total de femelles. Pour chaque espèce, de gauche à droite, la 1re colonne correspond au Maroc, la 2e à l'Algérie, la 3e à l'Iran, la 4e à la région transcaspienne (voir les symboles des différentes espèces sur le tableau n° 6).

Source : MNHN, Paris

Au point de vue quantitatif, la plupart des espèces sont présentes dans toutes les régions et se retrouvent dans les mêmes quantités relatives, c'est-à-dire que ce sont partout les mêmes espèces qui sont abondantes et les mêmes qui sont faiblement représentées; ceci reste vrai lorsqu'il s'agit de formes vicariantes; la figure 85, qui représente le pourcentage de chaque espèce respectivement au Maroc, en Algérie, en Iran et dans la région transcaspienne, met le phénomène en évidence.

Cependant, quelques espèces n'existent que dans une seule région : *Tachygonetria numidica*, *T. seurati*, et *T. conica nicollei* n'ont jamais été rencontrées en dehors de l'Afrique du Nord, et *Mehdiella longissima* n'a été trouvée qu'une seule fois par nous chez une *Testudo horsfieldii* transcaspienne. Toutes ces espèces sont très peu abondantes et ne modifient en rien l'équilibre global, qui est donc remarquablement constant quelle que soit la région de la zone paléarctique.

3. Les saisons

Les variations saisonnières de la population ont été étudiées au point de vue quantitatif par Dubinina chez les *Testudo horsfieldii* du Tadjikistan, Tortues qui sont à l'état de vie ralentie pendant 9 mois par an (de juillet à mars). Dubinina constate au cours de cette diapause une diminution de l'intensité de l'infestation, aussi bien par les Atractides (fig. 86) que par les Oxyurides (fig. 87); cette diminution s'accentue beaucoup vers le milieu de la période de diapause; à la fin de la diapause, la population se trouve réduite de la moitié ou du tiers; Dubinina explique ce phénomène en admettant que la diapause freine le développement des Oxyures, mais ne l'arrête pas; vers le milieu de la période, les formes jeunes arrivent à maturité, et les formes âgées meurent, il s'ensuit que l'intensité diminue puisqu'il ne se produit pas de nouvelles infestations pendant le repos des Tortues.

Nous avons nous-même pratiqué des autopsies aux différents mois de l'année, mais sur des Tortues d'espèces, d'origines et d'âges variés, et qui, de plus, vivaient en captivité depuis un certain temps et se trouvaient dans des conditions de vie qui ne correspondaient pas à leur rythme saisonnier naturel; il nous est donc difficile de tirer de nos résultats des conclusions sur l'influence des saisons dans les variations de la population.

Nous signalerons simplement que nous constatons de fortes perturbations dans l'équilibre de la population chez les Tortues iraniennes autopsiées à la fin du mois de novembre et en décembre : chez 81 Q et 93 Q, l'espèce *Mehdiella microstoma* est devenue prédominante; chez 81 Q (morte à la fin du mois de novembre), les autres espèces sont encore abondantes; chez 93 Q par contre (morte au milieu de décembre), *M. microstoma*, représentée principalement par des larves et des jeunes femelles sans œufs, constitue les 4/5 de la population; nous avons vu plus haut que *M. microstoma* était la seule espèce qui se trouvait présente chez les Tortues jeunes d'un an, elle semble donc avoir un comportement différent des autres espèces, dû vraisemblablement à un régime alimentaire différent; chez 92 Q (morte également en décembre), la composition de la population se trouve aussi modifiée, mais d'une manière différente : le côlon contient presque uniquement des larves d'Oxyures de différentes tailles (1 mm, 1,8 mm), que nous n'avons pas identifiées, mais dont nous pouvons affirmer qu'elles n'appartiennent pas en majorité à l'espèce *M. microstoma* : les larves de cette espèce

Source : MNHN, Paris

sont en effet très faciles à distinguer de celles des autres espèces; aux larves s'ajoutent seulement 2 ou 3 femelles pleines d'œufs et quelques mâles, qui appartiennent aux espèces habituellement abondantes.

Nous n'avons pas retrouvé ces perturbations chez la *Testudo g. graeca* algérienne 15 Q, morte le 7 décembre : sa population présentait une composition normale.

Les perturbations constatées chez les Tortues iraniennes sont peut-être liées au fait que ces Tortues subissent normalement dans leur pays d'origine un hiver rigoureux, ce qui n'est pas le cas des Tortues algériennes.

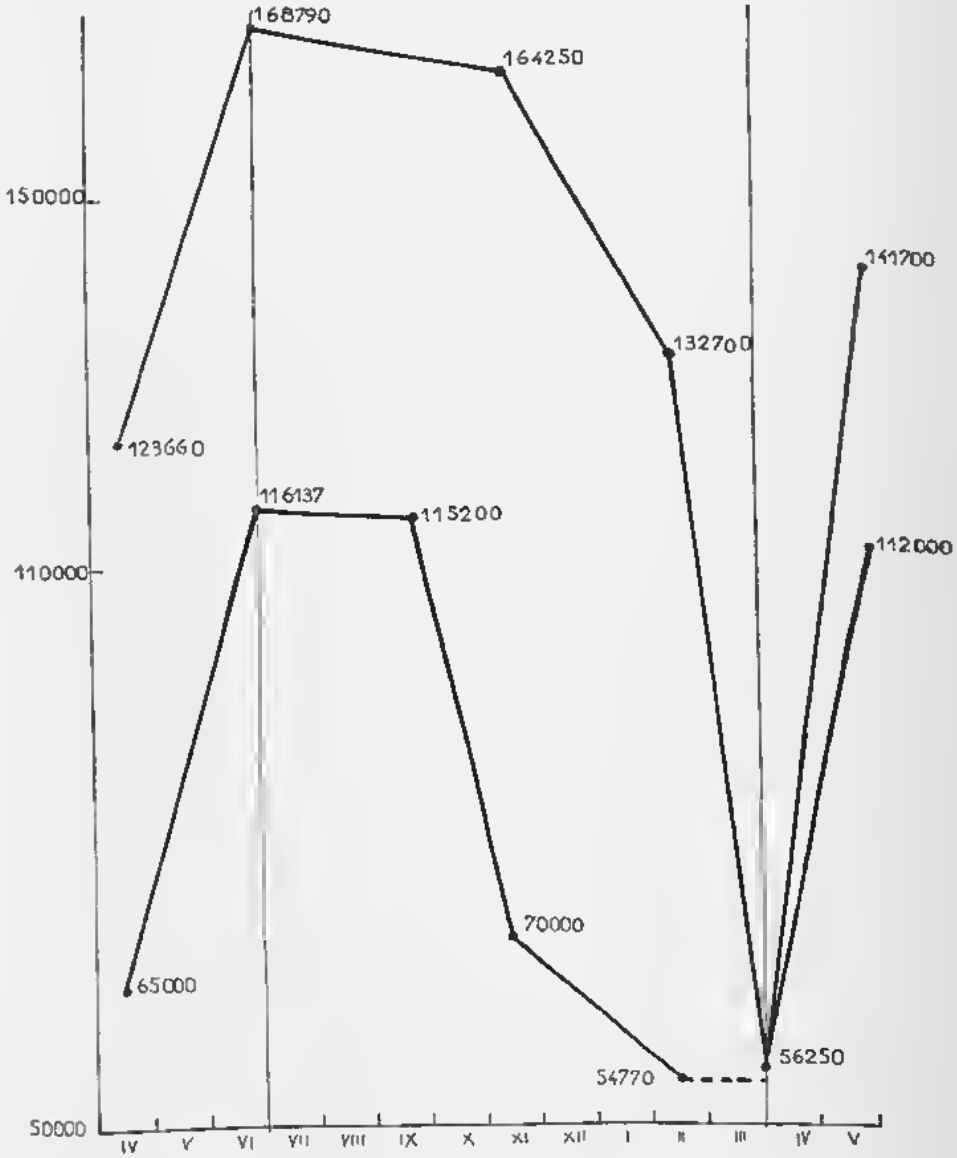


Fig. 86. — Variations saisonnières de l'intensité d'infestation des Tortues suivant l'âge par *Atractis dactyluris* (Rud.). En ordonnée : intensité moyenne d'infestation; en abscisse : mois La ligne inférieure caractérise l'intensité d'infestation des Tortues de 11 à 19 ans, la ligne supérieure celle des Tortues de 20 ans et plus. D'après Dubinina, 1949.

Source : MNHN, Paris

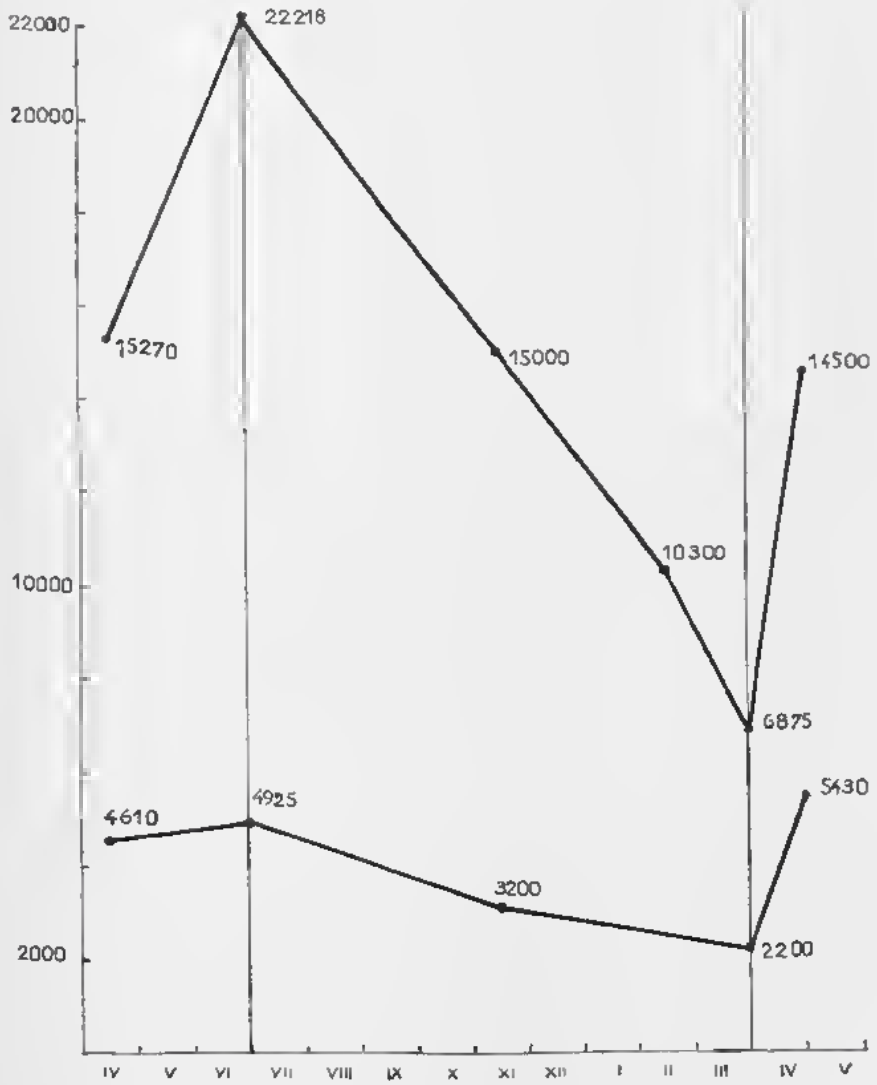


FIG. 87. — *Variations saisonnières de l'intensité d'infestation des Tortues suivant l'âge par les Oxyures du genre Tachygonetria.* En ordonnée : intensité moyenne d'infestation; en abscisse : mois. Les lignes verticales limitent les périodes d'hibernation (juillet-mars); la ligne inférieure caractérise l'intensité d'infestation des Tortues de 6 à 10 ans, la ligne supérieure celle des Tortues de 11 à 19 ans. D'après DUBININA, 1949.

4. L'état physiologique des Tortues

Nos conclusions générales sur l'existence d'espèces abondantes et d'espèces rares concernent des Tortues sacrifiées alors qu'elles se trouvaient en bon état physiologique et possédaient une riche population d'Oxyures.

L'étude du côlon des *Testudo graeca graeca* 6 Q et 49 Q, autopsiées après une mort naturelle, alors qu'elles ne s'alimentaient plus depuis un certain temps et se trouvaient donc en mauvais état physiologique, nous a

Source : MNHN, Paris

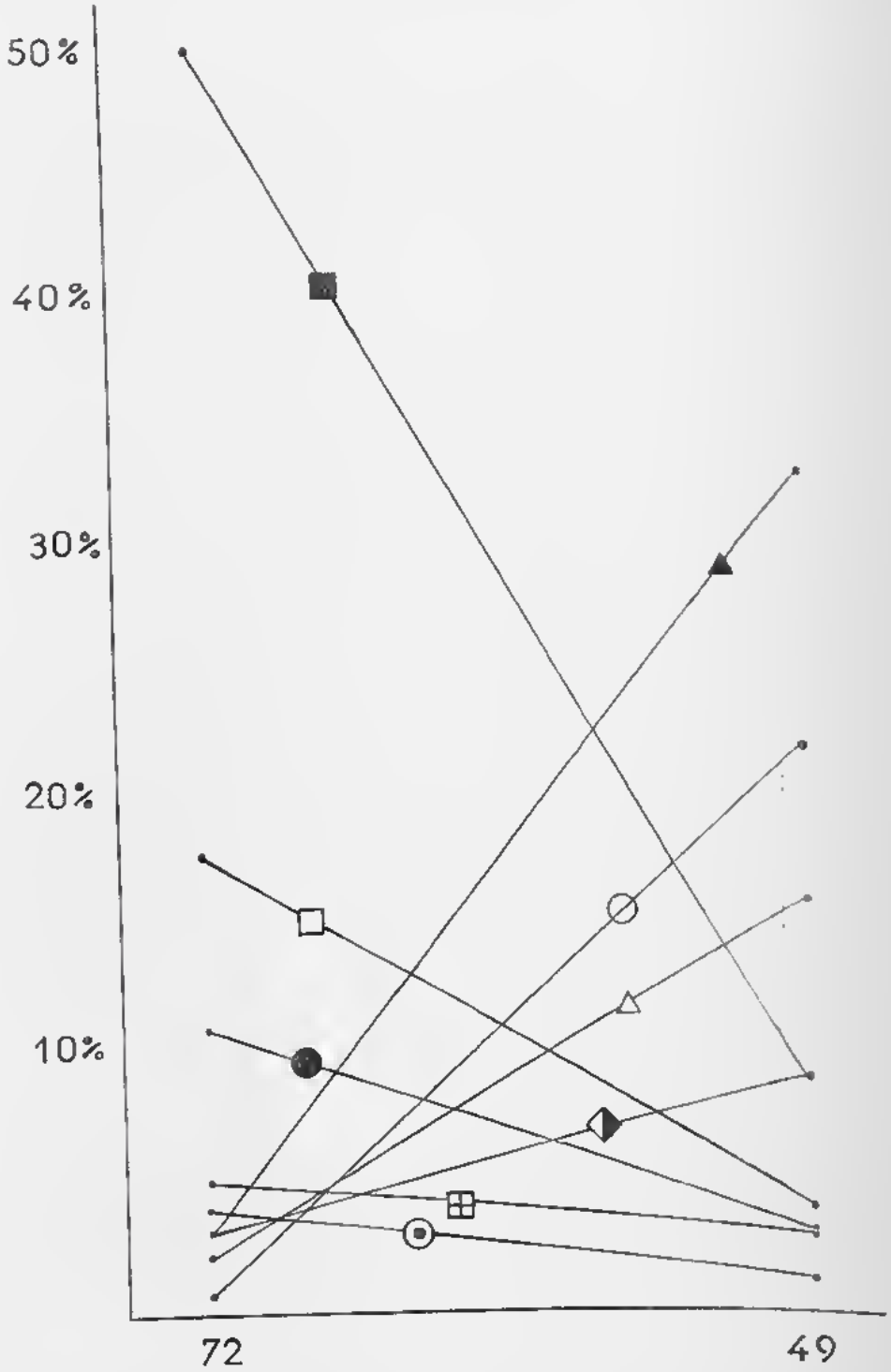


FIG. 88. — *Variations dans l'abondance relative des espèces suivant l'état physiologique des Tortues.*

Nous avons porté en ordonnée les pourcentages, par rapport au nombre total de femelles, des femelles de 9 espèces se trouvant chez les Tortues 72 Q et 49 Q.

Les espèces dominantes chez une Tortue sacrifiée bien portante (72 Q est prise comme exempie) deviennent peu abondantes chez une Tortue maiade (49 Q). Chez cette dernière les espèces trouvées dominantes (*M. microstoma*, *M. uncinata*, *T. numidica* et *M. stylosa*) sont habituellement représentées en faibles proportions par rapport au nombre total de femelles.

On pourrait ainsi expliquer la survivance de l'équilibre entre les espèces par une pius grande résistance des formes peu abondantes (voir les symboles des espèces sur le tabieau n° 6).

Source : MNHN, Paris

montré des résultats très différents : elles se sont trouvées très appauvries en parasites, et l'ordre d'abondance des différentes espèces était complètement modifié :

6 Q ne contenait que 41 individus répartis de la manière suivante : 28 ♀ de *T. longicollis*, 12 ♀ de *M. microstoma*, 1 ♀ de *M. uncinata*; l'espèce *M. microstoma* est en quantité tout à fait anormale par rapport au nombre total.

49 Q contenait 747 individus, ainsi répartis : 515 larves; 66 ♀ de *M. microstoma*; 45 ♀ de *M. uncinata*; 33 ♀ de *T. numidica*; 18 ♀ de *M. stylosa*; 18 ♀ de *T. longicollis*; 8 ♀ de *T. macrolaimus*; 7 ♀ de *T. conica*; 6 ♀ de *T. dentata*; 2 ♀ de *T. robusta*; 18 ♂ de *M. microstoma*; 5 ♂ de *T. dentata*; 3 ♂ de *T. longicollis*; 2 ♂ de *T. conica*; 1 ♂ de *M. uncinata*; nous voyons que les espèces qui sont ici en nombre dominant sont des espèces habituellement peu abondantes (*M. microstoma*, *M. uncinata*, *M. stylosa*) ou très rares : *T. numidica* (fig. 88).

Ce phénomène peut s'expliquer par le manque d'éléments nutritifs dans le côlon qui entraînerait la disparition presque complète des espèces abondantes; nous verrons au chapitre suivant que les espèces rares présentent une localisation dans le côlon différente des espèces abondantes, due vraisemblablement à un régime différent : ces espèces se trouvent en effet localisées au voisinage de la muqueuse intestinale et se nourrissent vraisemblablement de sécrétions de celle-ci; ceci expliquerait qu'elles se maintiennent dans le côlon alors que celui-ci est dépourvu du bol alimentaire normal.

D. — RÉPARTITION SPATIALE DES ESPÈCES DANS LE COLON

Nous avons constaté au cours de nos premières autopsies que certaines espèces semblaient se trouver plus abondantes à certains niveaux du côlon et ceci nous a conduite à diviser le côlon en plusieurs portions dont nous avons étudié la composition séparément.

Schad a publié en 1963 les résultats de travaux portant également sur la répartition des espèces dans le côlon; il a étudié non seulement leur répartition longitudinale, mais également leur répartition radiale.

Nous envisagerons successivement ces 2 questions, puis nous examinerons les relations qui existent entre la répartition des espèces et la morphologie des structures apicales, et, à partir de ces observations, nous individualiserons 2 biotopes dans le côlon.

1. Répartition longitudinale.

Pour préciser la répartition des différentes espèces, nous avons distingué 3 portions dans le côlon, schématisées sur la figure 70 A, et qui correspondent aux divisions que nous avons pratiquées dans la plupart des autopsies :

1° Une première portion correspondant à la région antérieure dilatée et constituant environ le premier quart du côlon.

2° Une deuxième portion sans limite anatomique bien précise, mais limitée postérieurement par le niveau où le côlon devient très pauvre en vers.

Source : MNHN, Paris

3° Une troisième portion dans laquelle nous comprenons le rectum, portion toujours très peu parasitée.

Nous constatons que la plupart des espèces ont une préférence pour l'une des portions; nous envisagerons successivement les 3 catégories d'espèces, puis les Atractides :

a) *Espèces abondantes* :

Les 4 espèces abondantes se trouvent en général bien représentées dans les 2 premières portions du côlon, mais leur pourcentage par rapport au nombre total d'individus est plus important dans l'une ou l'autre de ces portions.

La différence de composition entre ces 2 portions apparaît de manière particulièrement nette chez la *T. horsfieldii* 63 Q : chez cette Tortue (fig. 81, B), la première portion du côlon se divisait en 2 zones bien délimitées : la première zone (a), en cul-de-sac par rapport au point où débouchait l'iléon, était totalement dépourvue de matières alimentaires, les Oxyures y formaient une masse blanche; la deuxième zone (b), ainsi que la deuxième portion du côlon, contenaient de fines particules brunâtres mêlées aux Oxyures.

Les pourcentages des 4 espèces abondantes, évalués séparément en a, en b, et dans la portion II, sont les suivants :

Portion I : zone a : *T. dentata* : 46 %; *T. macrolaimus* : 28 %; *T. longicollis* : 18 %; *T. conica* : 0,6 %.

zone b : *T. macrolaimus* : 36 %; *T. dentata* : 24 %; *T. conica* : 13 %; *T. longicollis* : 10 %.

Portion II : *T. longicollis* : 71 %; *T. conica* : 20 %; *T. dentata* : 22 %; *T. macrolaimus* : non rencontrée.

Nous voyons qu'il y a une opposition marquée entre les 2 portions : dans la première portion, ce sont les espèces *T. dentata* et *T. macrolaimus* qui sont abondantes, leur ordre d'abondance étant inversé de la zone a à la zone b; dans la 2e portion, ce sont les espèces *T. longicollis* et *T. conica* qui ont pris la première place, *T. dentata* n'est plus que très faiblement représentée et *T. macrolaimus* n'a même pas été rencontrée dans l'échantillon que nous avons prélevé.

Le même phénomène s'observe, quoique d'une manière moins nette, chez beaucoup d'autres Tortues, et nous conduit aux conclusions suivantes :

T. longicollis est en général plus abondante dans la 2e portion que dans la première; la différence entre les 2 portions est particulièrement grande chez les Tortues 62 Q et 63 Q, où l'espèce, rare dans la première portion, domine dans la seconde; chez d'autres Tortues (9 Q, 11 Q, 47 Q, 65 Q), l'espèce est abondante partout, mais son pourcentage par rapport à l'ensemble des individus est cependant plus important dans la 2e portion.

Si nous considérons les différentes sous-espèces de *T. longicollis*, nous constatons que leurs proportions relatives sont généralement les mêmes dans les 2 portions, excepté chez 63 Q, où la variété à queue longue domine dans la 1re portion, alors que la variété à queue courte est presque seule présente dans la 2e portion.

T. macrolaimus est au contraire souvent plus abondante dans la 1re partie; le phénomène est très net chez les Tortues transcaspiennes, mais s'observe également chez 11 Q, 15 Q et 47 Q.

Source : MNHN, Paris

Pour les espèces *T. conica* et *T. dentata*, les conclusions sont beaucoup moins précises : *T. conica* est plus abondante en 1I chez 63 Q, et chez 2 Q, mais chez 62 Q, 65 Q et 32 Q, on observe le phénomène inverse; en ce qui concerne *T. dentata*, le seul cas où l'on constate une préférence marquée pour l'une des régions est le cas de 63 Q : nous avons vu que *T. dentata* y était abondante uniquement dans la 1re portion, principalement dans le cul-de-sac dépourvu de matières alimentaires.

b) *Espèces peu abondantes :*

Nous constatons que, chez les espèces peu abondantes, la préférence pour l'une des régions du côlon est beaucoup plus précise : chez toutes les Tortues où ces espèces sont relativement bien représentées, elles ne se trouvent en quantité appréciable que dans l'une des régions, l'autre région en étant dépourvue ou n'en possédant qu'un très petit nombre.

Dans le cas de *M. uncinata*, la région d'élection est la 1re portion; chez certaines Tortues, l'espèce s'y place parmi les espèces abondantes, venant en 2e ou 3e position; ainsi, chez 63 Q, elle est particulièrement abondante dans le cul-de-sac dépourvu de matières alimentaires, où elle représente 22 % des femelles, et vient en 3e position, immédiatement après *T. macrolaimus*; chez 2 Q et 9 Q, elle forme dans la 1re portion 17 % de la population, contre respectivement 0,6 % et 5 % dans la 2e portion; chez d'autres Tortues comme 65 Q et 15 Q, l'espèce est assez faiblement représentée dans la 1re partie (respectivement 4 % et 3 % de la population), mais y est cependant plus abondante que dans la 2e; seule, la Tortue 64 Q s'oppose au cas général : chez celle-ci en effet, *M. uncinata* se trouve en quantité dominante dans la 2e portion qui est très pauvre en Oxyures (quelques centaines).

Les espèces *T. robusta*, *M. stylosa* et *M. microstoma* montrent au contraire une préférence marquée pour la 2e portion; de plus, *M. stylosa* et *M. microstoma* se sont trouvées plusieurs fois en nombre dominant et peuvent être seules présentes dans la 3e portion du côlon et dans le rectum.

T. robusta est souvent présente dans la première portion, mais elle se trouve toujours en plus grande quantité dans la 2e, et y est même quelquefois relativement abondante (chez les Tortues transcaspiennes 62 Q, 64 Q et 65 Q).

M. stylosa n'a été trouvée qu'une seule fois dans la 1re partie (chez 32 Q); par contre, elle est presque toujours présente dans la 2e partie, et y est relativement abondante (formant environ 10 % de la population) chez plusieurs tortues : 11 Q et 32 Q parmi les marocaines, 65 Q parmi les transcaspiennes; enfin, elle se trouve en nombre dominant dans la partie terminale de l'intestin chez 11 Q et y vient en 2e position, immédiatement après *T. longicollis*, chez 62 Q.

M. microstoma, si l'on excepte les cas particuliers signalés plus haut de 81 Q et 93 Q, ne se rencontre jamais qu'en très faible quantité dans la 1re portion (son pourcentage dans la population ne dépassant pas 2 %), alors qu'elle peut être relativement bien représentée dans la 2e : ainsi, chez 15 Q, 9 Q et 40 Q, elle représente là de 5 à 10 % des femelles d'Oxyurides, alors qu'elle est complètement absente de la 1re portion ou n'y existe qu'en très petit nombre; enfin, elle est seule présente (en 4 exemplaires) dans la

Source : MNHN, Paris

dernière partie de l'intestin chez 32 Q; elle y accompagne seule les Atractides chez 40 Q, et s'y trouve en nombre nettement dominant derrière les Atractides (29 exemplaires, pour 9 exemplaires de *T. macrolaimus* et 2 exemplaires de *T. longicollis*) chez 3 Q.

c) *Espèces très peu abondantes* :

Ces espèces étant toujours en quantité très faible, il est difficile d'apprécier leur préférence pour l'une des régions du côlon; *Th. thapari*, *T. numidica*, *Al. numidica* et *T. seurati* se rencontrent également dans les 2 premières portions; *M. longissima* par contre, chez la seule Tortue où elle a été trouvée (64 Q), s'est rencontrée principalement dans la 2e portion, très pauvre en vers chez cette Tortue, et où elle forme 10 % des femelles.

d) *Atractides* :

Considérons enfin les *Atractis* : chez les Tortues qui en possèdent, ils sont presque toujours en nombre dominant dans toutes les parties du côlon, mais leur pourcentage par rapport au nombre total de vers est plus important dans la première portion.

Les résultats de Schad coïncident avec les nôtres, si l'on excepte le cas de *M. microstoma*, qu'il a trouvée, contrairement à nous, beaucoup plus abondante dans la première partie du côlon; il a constaté également que *T. numidica*, pour laquelle nous n'avions pas conclu, montrait une préférence marquée pour la première portion.

2. Répartition radiale

La répartition radiale des espèces a été étudiée par Schad : celui-ci a congelé les côlons de 6 Tortues dans l'air liquide à —147 °C; il a ainsi pu découper des cylindres centraux et des anneaux externes de volumes égaux, dont il a étudié la composition séparément; il constate que les 4 espèces *M. uncinata*, *M. microstoma*, *T. robusta* et *M. stylosa* montrent une forte affinité pour la région bordant la muqueuse, tandis que *T. numidica*, *T. macrolaimus*, *T. dentata* et *T. conica* sont distribuées également dans toute la lumière intestinale.

3. Corrélations biomorphologiques

Nous voyons donc que toutes les espèces n'ont pas les mêmes régions d'élection dans le côlon. Ces différences dans leur répartition sont vraisemblablement dues à des différences dans leur biologie, et particulièrement dans leur régime alimentaire.

Or, nous constatons (voir tableau n° 7) que parmi les 4 espèces qui sont distribuées également dans toute la lumière intestinale, 3 d'entre elles, *T. macrolaimus*, *T. dentata* et *T. conica*, sont des espèces abondantes, et qui ne montrent pas de préférence marquée pour la 2e partie du côlon.

Inversement, les 4 espèces qui se trouvent localisées en majorité dans la région bordant la muqueuse, sont précisément les espèces que nous avons classées dans la catégorie des espèces peu abondantes, et 3 d'entre elles, *M. microstoma*, *T. robusta* et *M. stylosa*, montrent une préférence marquée pour la 2e partie du côlon.

Source : MNHN, Paris

Si nous comparons maintenant au point de vue morpbologique les 2 groupes d'espèces ainsi délimités, nous constatons que *T. macrolaimus*, *T. dentata* et *T. conica* présentent une structure buccale primitive à symétrie triradiée, sans éléments ou avec très peu d'éléments de spécialisation; il en est de même de *T. longicollis*, dont nous ne connaissons pas la répartition radiale, mais qui est comme les précédentes abondamment représentée dans les 2 parties du côlon.

Au contraire les espèces *M. microstoma*, *T. robusta* et *M. stylosa* possèdent des caractères de spécialisation marqués dans la structure apicale des femelles: modification de la symétrie buccale triradiée, avec tendance à l'établissement d'une symétrie bilatérale chez *M. microstoma* et *T. robusta*, transformation des papilles du cycle interne en 12 petites languettes entourant la bouche chez *M. stylosa*. Ces caractères de spécialisation morphologique correspondent vraisemblablement à une spécialisation du régime alimentaire.

4. Individualisation des biotopes

Il semble donc que nous puissions distinguer à première vue 2 biotopes dans le côlon (fig. 89) :

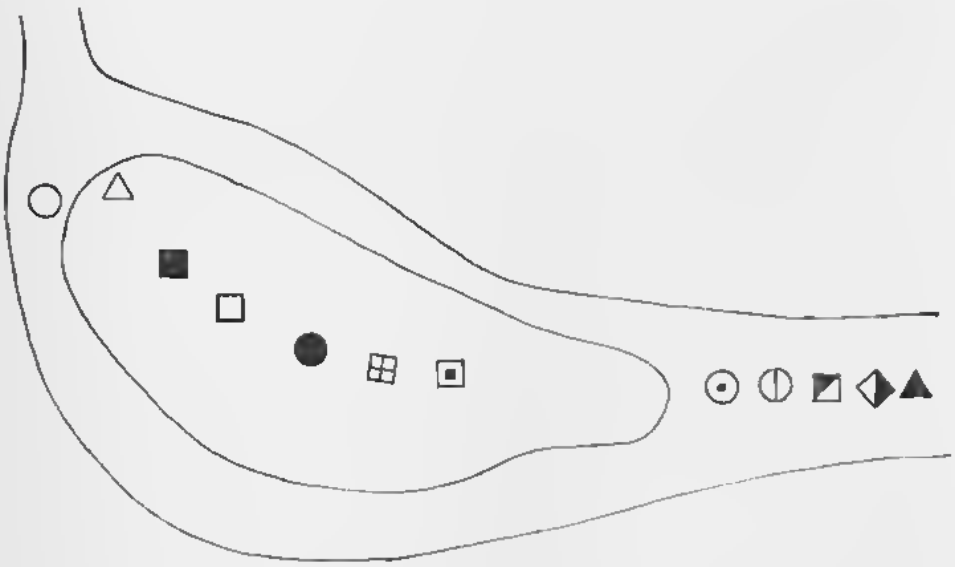


Fig. 89. — Schéma individualisant les 2 biotopes du côlon des Tortues paléarctiques.

1° D'une part un noyau central constitué par le bol alimentaire en voie de digestion, correspondant essentiellement à la portion centrale de la région antérieure (portion I et partie antérieure de la portion II sur le schéma 80 A);

2° D'autre part le biotope que nous qualifions de « paramuqueux » qui n'occupe que la périphérie de la région antérieure et pratiquement l'ensemble de la région postérieure.

Source : MNHN, Paris

Schématiquement, à ces deux biotopes correspondent 2 catégories d'espèces :

a) les espèces du bol alimentaire, ayant habituellement l'ensemble des caractères suivants :

— pas de préférence marquée pour la région périphérique;
— pas de préférence marquée pour le côlon postérieur;
— abondantes;
— à structure céphalique primitive.

b) les espèces du biotope paramuqueux, ayant habituellement les caractères suivants :

— une préférence marquée pour la région périphérique;
— une préférence marquée pour le côlon postérieur;
— peu abondantes;
— à structure céphalique plus spécialisée.

Cette répartition des espèces en 2 catégories n'est que schématique, et plusieurs espèces ne possèdent pas tous les caractères de leur catégorie. Nous allons chercher à préciser ces notions en analysant séparément chaque espèce.

Espèces	Répartition longitudinale			Répartition radiale	
	1re portion	2e portion	3e portion	lumière intestinale	région paramuqueuse
T. longicollis	+	++		?	?
T. macrolaimus . . .	++	+		+	+
T. conica	+	+		+	+
T. dentata	+	+		+	+
M. uncinata	+				+
T. robusta		+			+
M. stylosa		+	+		+
M. microstoma . . .		+	+		+
T. thapari	+	+		?	?
T. numidica	+	+		+	+
A. numidica	+	+		?	?
T. seurati	+	+		?	?
M. longissima		+		?	?

Tableau nº 7 : Répartition des espèces dans le côlon chez les Tortues paléarctiques.

Source : MNHN, Paris

E. — ÉTUDE ANALYTIQUE DES ESPÈCES

Nous avons réparti les espèces entre les 2 biotopes définis ci-dessus et dans chaque biotope, nous énumérons les caractères de chaque espèce.

1. Espèces du biotope central

— *Atractis dactyluris* :

— espèce abondante;

— abondamment représentée dans l'ensemble du côlon, avec une préférence pour la région antérieure;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale très primitive de Cosmocercide, qui ne peut être comparée à celle des Oxyurides qui l'accompagnent ;

— biologie très particulière (cf. p. 173).

— *Tachygonetria conica :*

— espèce abondante ;

— sans préférence pour la région paramuqueuse ;

— abondamment représentée dans l'ensemble du côlon, avec une préférence pour la région antérieure ;

— se subdivise en 2 sous-espèces très voisines chez les Tortues marocaines ;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale primitive à symétrie triradiée, avec cependant un caractère de spécialisation : le grand développement des lèvres hyalines qui sont dressées au-dessus de la surface apicale.

— *Tachygonetria macrolaimus :*

— espèce abondante ;

— sans préférence pour la région paramuqueuse ;

— abondamment représentée dans l'ensemble du côlon ;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale primitive à symétrie triradiée, sans caractères de spécialisation.

— *Tachygonetria dentata :*

— espèce abondante ;

— sans préférence pour la région paramuqueuse ;

— abondamment représentée dans l'ensemble du côlon ;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale primitive à symétrie triradiée, mais possède un caractère de spécialisation : la bordure denticulée de l'extrémité antérieure de l'œsophage ;

— l'espèce est caractérisée par le fait qu'elle disparaît chez les Tortues âgées; il semble que cette disparition soit en corrélation directe avec l'apparition des Atractides (cf. p. 174).

— *Tachygonetria numidica :*

Cette espèce ne se rencontre qu'en Afrique du Nord;

— espèce rare;

— sans préférence pour la région paramuqueuse;

Source : MNHN, Paris

— montre une nette préférence pour la région antérieure du côlon (d'après SCHAD);

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale à symétrie triradiée qui rappelle beaucoup celle de *T. macrolaimus*, mais possède une cavité buccale spécialisée avec des pièces chitinoïdes;

— cette espéce s'est trouvée représentée en proportion beaucoup plus grande que la normale chez une Tortue morte de maladie.

Nous avons classé cette espèce parmi celles du biotope central en nous basant sur les constatations de SCHAD sur sa localisation, bien qu'elle possède certains caractéres qui correspondent plutôt aux espèces du biotope paramuqueux : sa rareté habituelle et sa présence en abondance relative chez une tortue morte de maladie et dont le côlon était dépourvu d'éléments nutritifs.

— *Tachygonetria longicollis* :

— espèce abondante; se subdivise en 3 sous-espèces très voisines, dont 2, *T. longicollis longicollis* et *T. longicollis pusilla*, se rencontrent dans toutes les régions et sont abondantes, alors que la 3e, *T. longicollis setosa*, ne se rencontre qu'en Afrique du Nord où elle est généralement faiblement représentée;

— abondamment représentée dans l'ensemble du côlon, avec une préférence pour la région postérieure;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale primitive à symétrie triradiée, sans aucun caractère de spécialisation.

Cette espèce n'a pas été étudiée par SCHAD et nous ne connaissons donc pas sa localisation radiale, mais elle possède l'ensemble des caractères des espèces du biotope central.

— *Thaparia thapari* :

— espèce rare;

— également représentée dans l'ensemble du côlon;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale à symétrie triradiée, mais l'extrémité apicale possède de nombreux éléments de spécialisation : lèvres en 2 parties articulées, pièces chitinoïdes de la surface, forme des papilles submédianes et des amphides, différenciation de la paroi interne de l'extrémité antérieure de l'œsophage.

Cette espéce n'a pas été étudiée par SCHAD et nous ne connaissons pas sa localisation radiale, nous l'avons placée dans les espèces du biotope central car elle se trouve relativement bien représentée chez les Tortues pauvres en Oxyures chez qui les espéces qui subsistent sont celles du biotope central.

2. Espèces du biotope paramuqueux

— *Mehdiella stylosa* :

— peu abondante;

— montre une forte affinité pour la région bordant la muqueuse;

— montre une forte préférence pour la région postérieure du côlon, et est parfois en nombre dominant dans la partie terminale de l'intestin;

Source : MNHN, Paris

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale à symétrie triradiée, mais avec des caractères de spécialisation : présence de 12 petites languettes apicales;

— s'est trouvée représentée en proportions plus grandes que la normale chez une Tortue morte de maladie.

— *Tachygonetria robusta* :

— peu abondante;

— montre une forte affinité pour la région bordant la muqueuse;

— montre une préférence marquée pour la région postérieure du côlon;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale très modifiée chez la femelle, avec tendance à l'établissement d'une symétrie bilatérale remplaçant la symétrie triradiée primitive.

— *Mehdiella microstoma* :

— peu abondante (sauf certaines exceptions);

— montre une forte affinité pour la région bordant la muqueuse;

— montre une préférence pour la région postérieure du côlon et est parfois en nombre dominant ou la seule présente dans la région terminale de l'intestin;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale tres modifiée chez les femelles, la symétrie triradiée de la bouche ayant disparu pour faire place à une symétrie bilatérale;

— s'est trouvée représentée en proportions plus grandes que la normale chez 2 Tortues mortes de maladie.

De plus :

— elle est seule présente chez les jeunes Tortues d'un an;

— Nous l'avons trouvée en très grande abondance chez 2 Tortues iraniennes mortes à la fin du mois de novembre et au début du mois de décembre; chez l'une d'elles, elle constituait les 4/5 de la population (cf. p. 179).

D'après ces quelques constatations, il paraît vraisemblable que cette espèce a un régime alimentaire particulier qui lui permet de se maintenir chez les Tortues qui n'ont pas le bol alimentaire végétarien normal (cas des Tortues très jeunes en grande partie carnivores et des Tortues en diapause); la multiplication de l'espèce chez les Tortues en diapause depuis un certain temps pourrait être due soit à la sécrétion en abondance par ces Tortues d'une substance favorable à sa nutrition, soit à l'absence de concurrence qui lui permettrait d'envahir tout l'espace vital.

— *Mehdiella uncinata* :

— peu abondante;

— montre une forte affinité pour la région bordant la muqueuse;

— montre une préférence marquée pour la région antérieure du côlon, à l'inverse des autres espèces de cette catégorie;

— au point de vue morphologique, sa structure buccale à symétrie triradiée est très primitive;

— s'est trouvée représentée en proportions plus grandes que la normale chez une Tortue morte de maladie.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce appartient au biotope paramuqueux par sa localisation radiale, mais sa préférence pour la région antérieure du côlon lui donne dans ce biotope une place particulière; elle s'oppose également aux autres espèces du biotope par sa structure buccale primitive.

Cette espèce semble d'autre part, comme *T. dentata*, quoique d'une manière moins nette, disparaître quand apparaissent les *Atractis* (cf. p. 174).

— *Tachygonetria seuroti* :

Cette espèce ne se rencontre qu'en Afrique du Nord;

— rare;

— sans préférence marquée pour la région postérieure du côlon;

— au point de vue morphologique, sa structure buccale présente une modification de la symétrie triradiée primitive.

— *Alaeuris numidica* :

Cette espèce n'existe que chez les jeunes Tortues (cf. p. 172).

— rare;

— sans préférence marquée pour la région postérieure du côlon;

— au point de vue morphologique, sa structure buccale présente une modification de la symétrie triradiée primitive.

Les 2 espèces précédentes n'ont pas été étudiées par Schad et nous ne connaissons pas leur localisation radiale; nous les avons placées dans les espèces du biotope paramuqueux, en raison principalement de leur rareté.

— *Mehdiella longissima* :

— rare;

— montre une préférence marquée pour la région postérieure du côlon;

— au point de vue morphologique, présente une structure buccale à symétrie triradiée primitive.

Nous avons trouvé cette espèce une seule fois chez une *Testudo horsfieldii*; nous avons donc peu de renseignements sur elle, nous l'avons classée dans les espèces du biotope paramuqueux en raison de sa préférence pour la région postérieure du côlon.

F. — ÉTUDE QUANTITATIVE DE L'ABONDANCE RELATIVE DES ESPÈCES

Mac Arthur (1957 et 1960) a cherché à établir des formules pour prévoir l'abondance relative des différentes espèces coexistant dans un milieu donné.

Il distingue « les espèces opportunistes », qui sont susceptibles de se multiplier de façon explosive lorsque les conditions sont favorables, et « les espèces en équilibre ».

Parmi ces dernières, il distingue les populations où certaines espèces peuvent se multiplier sans qu'il y ait de répercussion sur les autres espèces présentes, et au contraire les populations où le nombre total d'individus reste constant, et où l'augmentation numérique de certaines espèces entraîne une diminution numérique d'autres espèces.

Ainsi que l'a déjà montré Schad, c'est ce dernier type d'équilibre qui correspond à la population des Oxyures parasites de Tortue.

Source : MNHN, Paris

Une formule mathématique :

$$a = \frac{m}{n} \sum_{i=1}^{r} \frac{1}{n - i + 1}$$

permet de prévoir l'abondance relative (a) de chaque espèce lorsque l'on connaît le nombre total d'individus (m), le nombre d'espèces présentes (n) et le rang (r) de l'espèce considérée par rapport à l'espèce la plus rare.

Schad a tenté de vérifier la formule en faisant pour chaque espèce d'Oxyure la moyenne des résultats obtenus chez toutes les Tortues qu'il a examinées, mais il semble avoir travaillé avec un lot homogène et il ne s'est pas attaché comme nous l'avons fait à étudier des Tortues aussi diverses que possible.

Nous avons tenté à notre tour de vérifier la formule, en utilisant, non pas des moyennes, mais les résultats obtenus chez un seul individu.

Nous avons choisi d'abord une Tortue normale, bien représentative de la population habituelle, puis une Tortue atypique; nous chercherons ensuite à interpréter nos résultats.

1. Tortue normale (72 Q)

La Tortue 72 Q, originaire du Maroc, a été choisie en raison de sa richesse en espèces : nous y avons en effet rencontré toutes les espèces et sous-espèces connues chez les *Testudo graeca graeca*, et dans des proportions relatives assez proches de celles qui sont habituellement rencontrées.

Nous présenterons d'abord les résultats observés, en exposant en détail la manière dont nous les avons obtenus, et en évaluant pour chaque espèce, la marge d'erreur qui encadre le résultat. Nous indiquerons ensuite les résultats théoriques obtenus en appliquant la formule :

1° En considérant la population globalement :

a) en considérant les espèces *T. longicollis* et *T. conica* dans leur ensemble;

b) en considérant séparément les 3 sous-espèces de *T. longicollis* et les 2 sous-espèces de *T. conica*;

2° En séparant la population en 2 communautés distinctes, correspondant aux 2 biotopes que nous avons individualisés précédemment.

a) Résultats observés.

Pour évaluer le nombre d'individus femelles de chaque espèce contenu dans le côlon, nous avons, selon la méthode exposée page 148, évalué le nombre total de femelles de toutes les espèces présentes dans le côlon : nous avons obtenu le nombre 16.000; nous avons ensuite évalué la composition d'échantillons de 200 femelles prélevés au hasard dans l'ensemble de la population; nous avons étudié successivement la composition de 4 échantillons (tableau n° 8), ce qui nous a permis de calculer la marge d'erreur qui encadre chacun de nos résultats; nous avons ensuite vérifié notre méthode d'échantillonnage par un test de χ^2.

Source : MNHN, Paris

1° *Évaluation du nombre de femelles de chaque espèce. Calcul de la marge d'erreur encadrant les résultats.*

Nous avons, pour chaque espèce, 4 observations qui vont nous permettre d'estimer la proportion moyenne w :

$$w = \frac{n_1 + n_2 + n_3 + n_4}{800}$$

Nous en déduisons la variance σ^2 :

$$\sigma^2 = \frac{w\,(1 - w)}{200}, \text{ et l'écart-type } \sigma.$$

Le nombre N de femelles de l'espèce dans la population est donc compris entre $(w - 2\,\sigma) \times 16.000$ et $(w + 2\,\sigma) \times 16.000$.

Espèces	PRÉLÈVEMENTS			
	n_1	n_2	n_3	n_4
T. macrolaimus	25	41	30	35
T. dentata	3	4	10	3
T. c. conica	14	12	12	17
T. c. nicollei	11	7	2	15
T. l. longicollis	61	67	53	50
T. l. pusilla	25	22	33	19
T. l. setosa	36	21	28	35
M. microstoma	7	8	6	6
M. stylosa	4	5	4	7
T. robusta	3	7	9	4
T. numidica	4	3	4	2
T. seurati	7	2	7	5
Th. thapari	0	1	0	1
Al. numidica	0	0	1	1
M. uncinata	0	0	1	0

TABLEAU N° 8 : Composition de 4 échantillons de 200 femelles prélevés dans la population de la Tortue 72 Q.

Nous avons effectué ces calculs pour toutes les espèces, à l'exception de *Thaparia thapari*, *Alaeuris numidica* et *Mehdiella uncinata*; celles-ci en effet sont absentes d'au moins 2 échantillons sur 4 et, dans ces conditions, il est impossible d'apprécier la marge d'erreur qui encadre nos résultats;

Source : MNHN, Paris

nous dirons simplement que le nombre de femelles présentes dans la population est d'environ :

$\frac{0+1+0+1}{800} \times 16.000 = 40$ pour les espèces *Thaparia thapari* et *Alaeuris numidica*, et de $\frac{0+0+1+0}{800} \times 16.000 = 20$ pour l'espèce *Mehdiella uncinata*.

Nos résultats sont exposés dans le tableau n° 9.

Espèces	N	Marge d'erreur
T. macrolaimus	2 624	1 808 — 3 440
T. dentata	400	64 — 736
T. c. conica	1 099	542 — 1 656
T. c. nicollei	704	272 — 1 136
T. l. longicollis	4 608	3 616 — 5 600
T. l. pusilla	1 968	1 248 — 2 688
T. l. setosa	2 400	1 616 — 3 184
M. microstoma	544	144 — 944
M. stylosa	400	64 — 736
T. robusta	440	80 — 800
T. numidica	280	0 — 560
T. seurati	400	64 — 736
Th. thapari	40	?
Al. numidica	40	?
M. uncinata	20	?

Tableau n° 9 : Nombre N de femelles de chaque espèce présentes dans le côlon de la Tortue 72 Q.

2° *Test du* χ^2 :

Nous avons vérifié la valeur de notre méthode d'échantillonnage par un test de χ^2 : pour 3 degrés de liberté, la valeur limite du χ^2 est de 7,81 pour $P < 0,05$.

La table ne peut être utilisée que si les proportions calculées sont suffisamment grandes, et ne peut s'appliquer dans le cas présent qu'aux espèces *T. macrolaimus*, *T. longicollis longicollis*, *T. longicollis pusilla*, *T. longicollis setosa*, *T. conica conica* et M. *microstoma*.

Source : MNHN, Paris

Nous exposerons nos calculs pour l'espèce *T. macrolaimus* :

— *tableau des observations:*

	nombre de ♀ de *T. macrolaimus*	nombre de ♀ des autres espèces	TOTAL
1er prélèvement	25	175	200
2e prélèvement	41	159	200
3e prélèvement	30	170	200
4e prélèvement	35	165	200
TOTAL	131	669	800

— *tableau théorique correspondant:*

$$\frac{131}{800} \times 200 = 33 \qquad 167$$
$$33 \qquad 167$$
$$33 \qquad 167$$
$$33 \qquad 167$$

$$\chi^2 = \frac{(25-33)^2 + (41-33)^2 + (30-33)^2 + (35-33)^2}{33} + \frac{(175-167)^2 + (159-167)^2 + (170-167)^2 + (165-167)^2}{167} = 5{,}116$$

Le χ^2 a été calculé de la même manière pour les autres espèces :

T. longicollis longicollis : $\chi^2 = 4{,}339$
T. longicollis pusilla : $\chi^2 = 4{,}982$
T. longicollis setosa : $\chi^2 = 5{,}724$
T. conica conica : $\chi^2 = 1{,}305$
M. microstoma : $\chi^2 = 0{,}444$

Dans tous les cas où le calcul a été réalisable, le χ^2 est donc inférieur à 7,81. Il est légitime d'en conclure que, pour toutes les espèces, les échantillons que nous avons prélevés sont bien représentatifs de l'ensemble de la population.

b) RÉSULTATS THÉORIQUES.

Nous avons appliqué la formule :

$$a = \frac{m}{n} \sum_{i=1}^{r} \frac{1}{n-i+1}$$

1. *En considérant la population dans son ensemble :*

1° Sans distinguer les sous-espèces de *T. longicollis* et *T. conica* (fig. 90) : nous avons alors $m = 16.000$
$n = 12.$

Nous exposons ci-dessous les résultats obtenus; nous avons inscrit à côté pour comparaison les résultats observés :

	espèces	résultats théoriques	résultats observés	marges d'erreur
12.	*T. longicollis*	4 133	8 968	7 872 — 10 112
11.	*T. macrolaimus*	2 800	2 624	1 808 — 3 440
10.	*T. conica*	2 133	1 803	1 088 — 2 496
9.	*M. microstoma*	1 689	544	144 — 944
8.	*T. robusta*	1 356	440	80 — 800

Source : MNHN, Paris

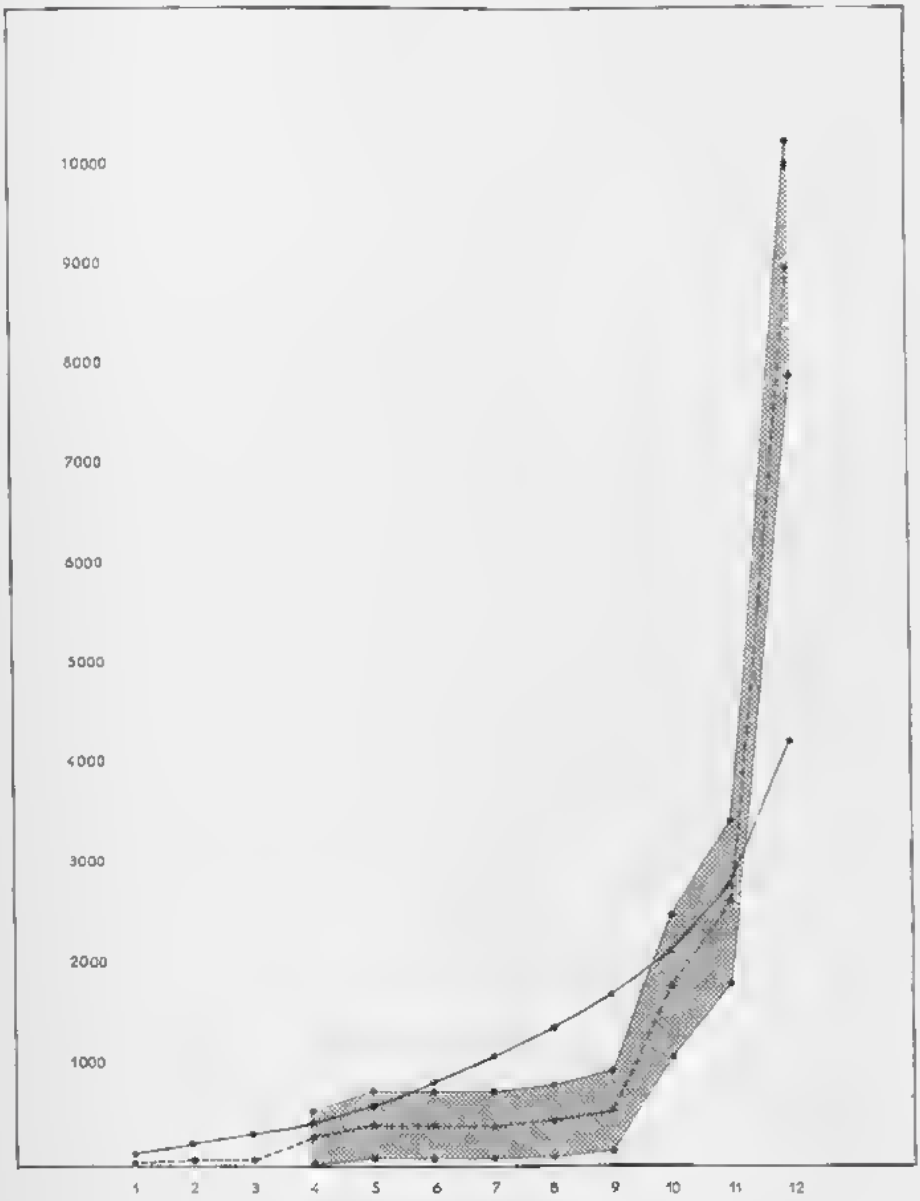


FIG. 90. — *Formule de Mac Arthur.*

Cas où la population est considérée dans son ensemble, et où les sous-espèces de *T. longicollis* et *T. conica* ne sont pas considérées séparément.

Nous avons classé en abscisse les espèces par ordre d'abondance et avons porté en ordonnée le nombre d'individus correspondant à chaque espèce.

La courbe théorique obtenue en appliquant la formule est tracée en traits forts.

Le résultat observé est tracé en tirets; il est situé entre les 2 lignes fines qui marquent les limites des erreurs dues au hasard.

Nous voyons que la courbe théorique et la courbe observée ne coïncident pas exactement.

Source : MNHN, Paris

ex-æquo	5″ *T. seurati*	1 089	400	64 — 736
ex-æquo	5′. *T. dentata*	868	400	64 — 736
ex-æquo	5. *M. stylosa*	679	400	64 — 736
	4. *T. numidica*	512	280	0 — 560
ex-æquo	2′. *Th. thapari*	364	40	?
ex-æquo	2. *Al. numidica*	230	40	?
	1. *M. uncinata*	110	20	?

2° En distinguant séparément les sous-espèces de *T. longicollis* et *T. conica* (fig. 91) :

Nous avons alors m = 16.000
n = 15.

	espèces	résultats théoriques	résultats observés	marges d'erreur
	15. *T. longicollis longicollis*	3 500	4 608	3 616 — 5 600
	14. *T. macrolaimus*	2 467	2 624	1 808 — 3 440
	13. *T. longicollis setosa* . .	1 933	2 400	1 616 — 3 184
	12. *T. longicollis pusilla* .	1 578	1 968	1 248 — 2 688
	11. *T. conica conica*. . . .	1 316	1 099	542 — 1 656
	10. *T. conica nicollei* . . .	1 098	704	272 — 1 136
	9. *M. microstoma*	921	544	144 — 944
	8. *T. robusta*	770	440	80 — 800
ex-æquo	5″ *T. seurati*	637	400	64 — 736
ex-æquo	5′. *T. dentata*	518	400	64 — 736
ex-æquo	5. *M. stylosa*	412	400	64 — 736
	4. *T. numidica*	316	280	0 — 560
ex-æquo	2′. *Th. thapari*	221	40	?
ex-æquo	2. *Al. numidica*	146	40	?
	1. *M. uncinata*	71	20	?

2. *En séparant la population en 2 communautés distinctes* (fig. 92) :

Nous avons distingué les espèces du biotope central et les espèces du biotope paramuqueux (voir p. 189).

1° *Espèces du biotope central :*

En nous servant des résultats observés, nous avons évalué approximativement la somme des femelles des espèces de ce biotope à 14.000; nous avons donc :

m = 14.000
n = 9.

espèces	résultats théoriques	résultats observés	marges d'erreur
9. *T. longicollis longicollis*	4 435	4 608	3 616 — 5 600
8. *T. macrolaimus*	2 866	2 624	1 808 — 3 440
7. *T. longicollis setosa* . .	2 082	2 400	1 616 — 3 184
6. *T. longicollis pusilla* .	1 559	1 968	1 248 — 2 688
5. *T. conica conica*. . . .	1 167	1 099	542 — 1 656
4. *T. conica nicollei* . . .	853	704	272 — 1 136
3. *T. dentata*	530	400	64 — 736
1′. *T. numidica*	370	280	0 — 560
1. *Th. thapari*	174	40	?

Source : MNHN, Paris

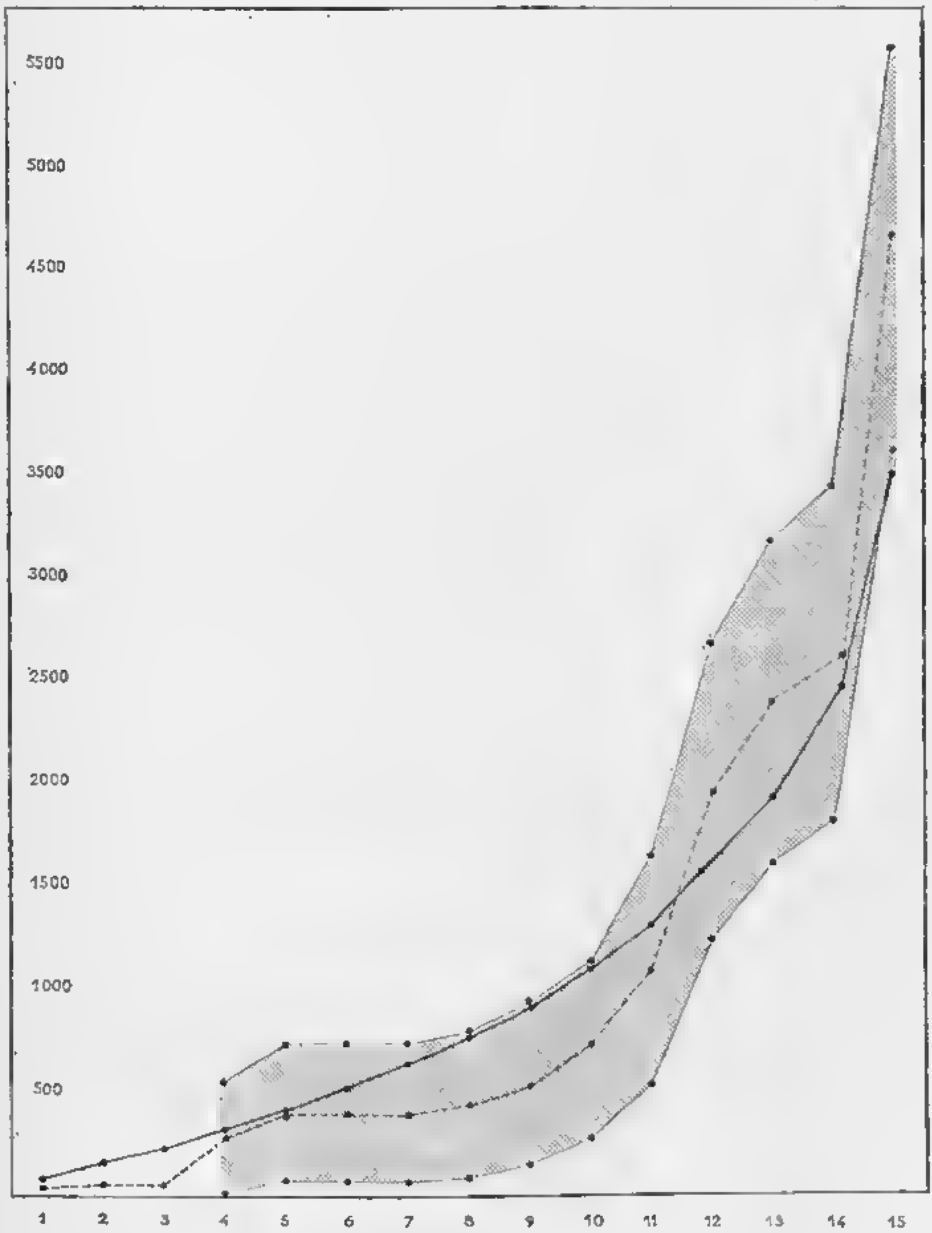


FIG. 91. — *Formule de Mac Arthur.*

Cas où la population est considérée dans son ensemble et où les sous-espèces de *T. longicollis* et *T. conica* sont considérées séparément.

Courbe théorique et courbe observée coïncident mieux que dans le cas précédent.

Source : MNHN, Paris

2° *Espèces du biotope paramuqueux :*

Nous avons m = 16.000 — 14.000 = 2.000
n = 6.

espèces	résultats théoriques	résultats observés	marges d'erreur
6. *M. microstoma*	767	541	144 — 944
3'' *T. robusta*	454	440	80 — 800
3'. *T. seurati*	297	400	64 — 736
3. *M. stylosa*	193	400	64 — 736
2. *Al. numidica*	115	40	?
1. *M. uncinata*	52	20	?

En comparant les résultats théoriques et les résultats expérimentaux, nous constatons que la formule ne se trouve pas du tout vérifiée quand *T. longicollis* et *T. conica* sont considérées comme des espèces simples; résultats théoriques et résultats expérimentaux sont beaucoup plus proches quand les sous-espèces sont considérées séparément; ceci semble confirmer l'existence de ces sous-espèces. Quand toute la population est considérée comme une seule communauté, le résultat théorique est en dehors des limites données par le résultat expérimental pour 2 espèces : *T. longicollis longicollis* et *T. numidica* (nous avons vu que, pour les 3 dernières espèces, nous n'avons pu fixer les marges d'erreur encadrant les résultats); quand la population est séparée en 2 communautés distinctes, les résultats théoriques se trouvent toujours dans les limites données par les résultats expérimentaux, et sont même, dans le cas des espèces du biotope central, presque toujours au milieu de l'intervalle; c'est donc dans ce dernier cas que la formule se trouve le mieux vérifiée.

2. Tortue atypique (81 Q)

Par opposition à la Tortue 72 Q, nous avons appliqué la formule à la Tortue 81 Q, qui est très atypique (voir p. 179) non seulement par la prédominance de *M. microstoma*, mais par l'abondance relative des espèces; nous obtenons les résultats suivants :

— *biotope central :*

	résultats théoriques	résultats observés
1. *T. longicollis longicollis*	2 473	1 900
2. *T. dentata*	1 463	1 900
3. *T. conica*	958	1 120
4. *T. macrolaimus*	622	560
5. *T. longicollis pusilla*	369	400
6. *Th. thapari*	167	180

— *biotope paramuqueux :*

	résultats théoriques	résultats observés
1. *M. microstoma*	2 401	3 430
2. *T. robusta*	1 091	310
3. *M. uncinata*	436	200

Nous constatons que si les résultats observés s'éloignent assez fortement des résultats théoriques pour le biotope paramuqueux, ils restent satisfaisants pour le biotope central. Il semble donc que la loi s'applique mieux qu'on ne pourrait le supposer même dans les cas aberrants pour lesquels un bouleversement de la faune a eu lieu.

Source : MNHN, Paris

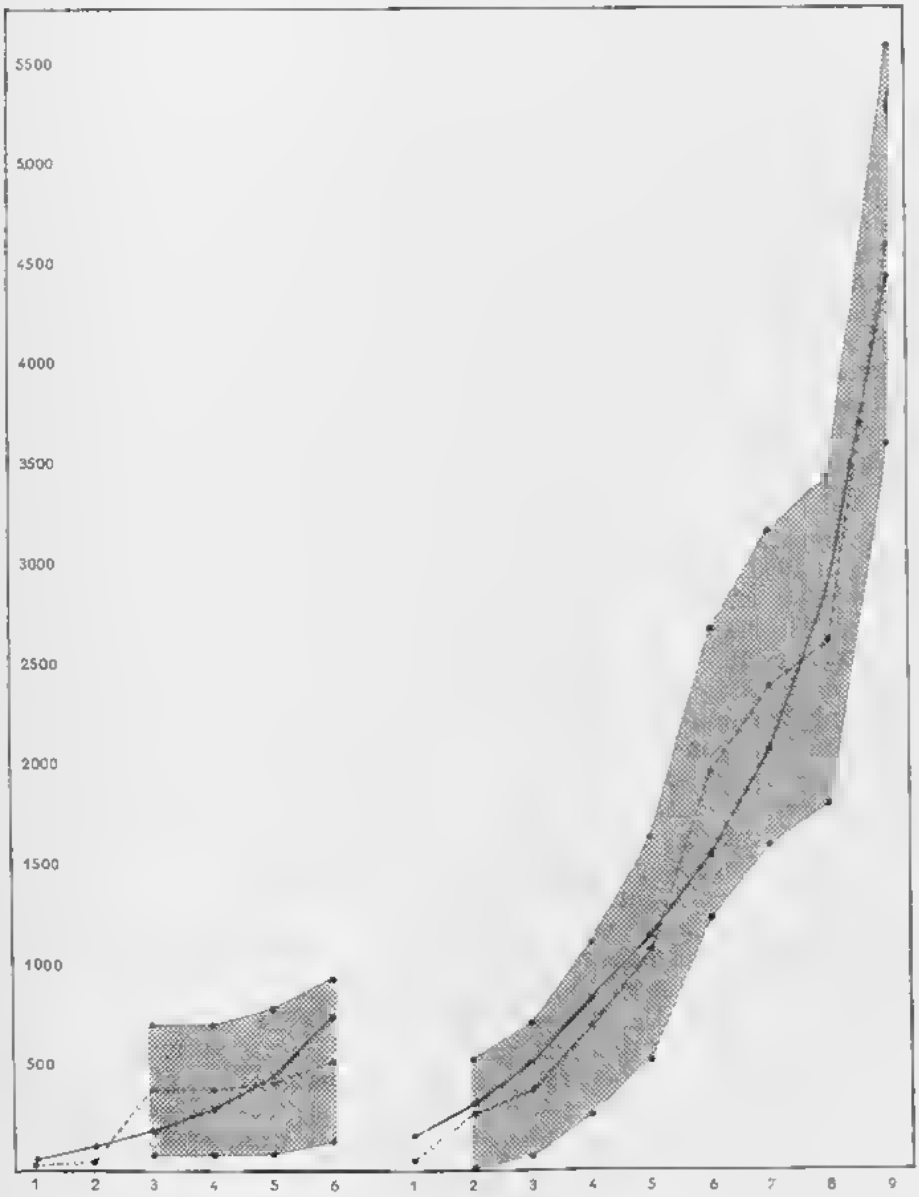


FIG. 92. — *Formule de Mac Arthur.*
Cas où la population est divisée en 2 communautés, correspondant à 2 biotopes : à gauche, est placée la courbe correspondant au biotope paramuqueux; à droite, la courbe correspondant au biotope central.
Nous voyons que les courbes theoriques coïncident étroitement avec les courbes des résultats observés.

Source : MNHN, Paris

En revanche, chez les Tortues qui possèdent des *Atractis*, il apparaît tout de suite, étant donné le grand nombre de ceux-ci, que la loi ne s'applique pas si l'on considère les *Atractis* comme une espèce de la communauté.

3. Discussion

Mac Arthur en 1957, cherchant à interpréter les résultats numériques qu'il avait obtenus sur l'abondance relative des différentes espèces d'oiseaux récoltés en forêt tropicale, formule de façon mathématique quelques hypothèses relativement simples et en retient une qui semble correspondre de façon satisfaisante á ses résultats expérimentaux. Cette formule dérive de la conception suivante : dans un milieu limité occupé par une certaine communauté animale où les espèces sont en état d'équilibre ou presque, les niches occupées par elles sont proportionnelles á la surface totale, l'augmentation de l'aire occupée par une espèce se faisant forcément aux dépens de celle de l'espèce voisine (et vice versa); la formule mathématique matérialisant cette conception assimile le milieu à une tige sur laquelle on projette au hasard n-1 points; les n segments inégaux obtenus ainsi sont proportionnels aux abondances des espèces.

L'hypothèse formulée en 1957 a été développée par Mac Arthur lui-même en 1960 pour les populations d'Oiseaux et par King en 1964 : celui-ci utilise les statistiques de différents auteurs sur des groupes d'animaux variés : Poissons (Richards 1963), Ophiures (Lloyd et Ghelardi 1964), Gastéropodes (Kohn 1959 et 1960), Arthropodes du sol (Hairston 1959), Pagures (Orians et King 1964), Nématodes marins (King 1962), Ciliés (Borror 1963), phytoplankton (Hutchinson 1958), Serpents (Turner 1961). King admet que les abondances des différentes espèces dans la population correspondent bien à la formule de Mac Arthur dans de nombreux cas, et cherche à préciser quels sont les facteurs nécessaires pour que des résultats satisfaisants puissent être obtenus.

La formule a été appliquée par Schad (1963) aux populations d'Oxyures de *Testudo graeca*. L'auteur n'a pas publié les chiffres obtenus, mais il a indiqué dans une courte note : « The observed and the calculated distributions of species-abundance for *Tachygonetria* in individual tortoises differed markedly, and continued to do so when the data from all ten tortoises were pooled. But, the observed and the calculated distributions corresponded closely when the observed abundances were averaged and the species were divided into two groups on the basis of radial distribution (paramucosal vs. throughout lumen). This suggests that the pinworm fauna of the colon of *T. graeca* should, in fact, be considered as two communities, each constituted of species whose ecological niches are non-overlapping ».

Nous-même pouvons estimer satisfaisant l'emploi de la formule de Mac Arthur puisque les résultats obtenus (fig. 90, 91, 92) concordent remarquablement bien avec ce qui était attendu.

Nous devons remarquer cependant que conformément á ce qui avait déjà été fait par Mac Arthur, nous n'avons pu utiliser les résultats globaux, mais avons dû tenir compte de l'existence de différents biotopes et de différentes sous-espèces.

Source : MNHN, Paris

Pour Mac Arthur un des avantages de la formule, au moins dans le cas des oiseaux, serait précisément de pouvoir ainsi révéler la complexité des biotopes et mettre en évidence le rôle écologique des espèces ou sous-espèces.

Il nous semble difficile d'admettre cette conception sans réserve.

On doit constater que quelque soient les auteurs et quelque soit le matériel étudié, les résultats bruts obtenus s'écartent de la formule d'une façon comparable, car les espèces abondantes sont plus abondantes qu'il n'est prévu, et les espèces rares, plus rares qu'il n'est prévu.

On peut admettre par exemple que les écarts constatés avec les résultats théoriques soient dus à d'autres causes que celles qui sont invoquées par Mac Arthur, comme par exemple le chevauchement partiel des niches écologiques de certaines espèces appartenant à la communauté.

Mais surtout, l'ensemble de la conception peut paraître arbitraire, car il est toujours possible de subdiviser le milieu en autant de parties qu'il est nécessaire pour obtenir des résultats correspondants à la formule.

G. — CONSIDÉRATIONS SUR L'ÉCOLOGIE DES POPULATIONS

Les résultats quantitatifs sur l'abondance relative des espèces sont, nous venons de le voir, délicats à interpréter.

Il est possible d'admettre qu'ils correspondent strictement à la formule de Mac Arthur, ce qui semble impliquer pour chaque espèce l'existence de niches strictement définies, non chevauchantes et contiguës.

Ou bien l'on peut admettre que la concordance entre les résultats observés et la formule de Mac Arthur n'a été obtenue que par des opérations arbitraires sur le nombre de biotopes et sur le nombre des sous-espèces, et que l'équilibre observé, proche de celui qui a été constaté par d'autres auteurs chez des animaux libres, ne répond pas à la formule de Mac Arthur et en tout cas n'implique pas les considérations théoriques qui ont été liées à l'emploi de cette formule.

Schad (1962, 1963 *a* et *b*) s'est rallié à la première hypothèse et a cherché à prouver que chaque espèce possédait dans le milieu sa niche écologique propre. Il a montré qu'il existait entre les espèces des différences de distribution longitudinale et radiale, et des observations préliminaires lui ont montré qu'il existait également des différences de régime alimentaire; ainsi (en collaboration avec Knowles et Meenovitch, 1964) il a constaté que *Lampropedia*, bactérie présente dans l'intestin des Reptiles, se rencontrait dans le tube digestif de certaines espèces de *Tachygonetria*, à l'exclusion des autres.

A l'intérieur de chacun des 2 biotopes que nous avons délimités au chapitre précédent, chaque espèce présenterait donc sa spécialisation propre.

Dubinina, par contre, dans son étude écologique de la faune parasitaire des *Testudo horsfieldii* (1949), n'envisage pas les différences de répartition ou de régime entre les espèces et semble considérer que toutes les espèces ont la même écologie et que le peuplement du côlon dépend du hasard des infestations successives qui se produisent au cours de la vie de la Tortue.

Nous avons nous-même observé de nombreux faits qui sont en faveur de l'hypothèse de Schad :

En premier lieu, le fait que nous ayons pu distinguer d'après le comportement des espèces 2 biotopes différents dans le côlon.

Source : MNHN, Paris

En outre, dans chaque biotope certaines espèces s'opposent aux autres par des éléments bien définis :

— ainsi, dans le biotope central :

— *T. conica* montre une préférence pour la première partie alors que *T. longicollis* a au contraire une préférence pour la 2e.

— *T. numidica* doit avoir un régime particulier qui lui permet de se maintenir comme les espèces du biotope paramuqueux chez les Tortues mortes de maladie et dont le côlon est dépourvu d'éléments nutritifs.

Le fait que chez la Tortue 63 Q, les proportions relatives des espèces ne soient pas les mêmes dans le cul-de-sac dépourvu de matières alimentaires et dans le reste du côlon antérieur indique que toutes les espèces n'ont pas les mêmes exigences.

— dans le biotope paramuqueux :

— *M. uncinata* s'oppose aux autres espèces par sa préférence pour la 1re partie du côlon.

— *M. microstoma*, se trouve seule présente chez les Tortues transcaspiennes d'un an et nous l'avons trouvée en très grande abondance chez des Tortues iraniennes sacrifiées en hiver, faits qui indiquent vraisemblablement un régime spécial.

Un autre élément indique une compétition élective entre certaines espèces : l'antagonisme qui existe entre les *Atractis* et les espèces *T. dentata* et *M. uncinata* paraît s'expliquer par une compétition vraisemblablement d'ordre alimentaire aboutissant à l'élimination des 2 espèces d'Oxyures par les *Atractis* et est donc également un argument en faveur de l'hypothèse d'un régime particulier à ces 3 espèces (1).

Cependant, nous n'avons pu jusqu'à présent définir pour chaque espèce une niche écologique différente. Il reste possible que plusieurs espèces aient les mêmes exigences et que le hasard des infestations joue un certain rôle dans l'établissement de l'équilibre de la population. Ceci expliquerait les différences que nous avons pu constater dans la composition de la population de 2 Tortues de même espèce et d'âges semblables.

En conclusion, nous pensons donc avec Schad qu'il existe entre les espèces, des différences écologiques qui tiennent une place très importante dans l'établissement de l'équilibre de la population, mais nous supposons cependant que l'ordre d'infestation des espèces joue également un rôle dans la constitution de la population.

On peut imaginer que, s'il y a compétition pour une substance, l'espèce la plus faible n'est pas éliminée, soit parce qu'elle a un pouvoir d'absorption plus rapide pour la substance en cause, soit parce que l'espèce la plus forte a un facteur limitant déterminé par exemple par une troisième espèce. On peut donc imaginer à la limite une interaction complexe entre toutes les espèces présentes. Le cas *Atractis dactyluris-Tachygonetria dentata* nous donne au contraire un exemple où il semble y avoir une compétition totale aboutissant à l'élimination de l'un des protagonistes. *T. dentata* ne se serait maintenu que grâce à la biologie des *Atractis* qui n'infestent pas les Tortues jeunes.

(1) L'élimination des 2 espèces d'Oxyures pourrait également s'expliquer par la sécrétion d'une substance toxique par les *Atractis*, mais l'exemple de l'absorption massive de la vitamine B_{12} par le *Dibothriocephalus latus* (Bonsdorff 1956, Nyberg 1958) montre la possibilité d'une consommation élective de certaines vitamines par les Helminthes, et fait plutôt penser qu'il s'agit également dans le cas présent d'une compétition pour une substance particulière.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

L'ÉQUILIBRE DES ESPÈCES CHEZ LES TORTUES MALGACHES

Nous suivrons dans ce chapitre le même plan que dans le chapitre II; le nombre des Tortues autopsiées étant trop faible, nous n'avons pu cependant étudier les variations de la population suivant différents facteurs (âge, origine géographique de l'hôte, saisons, régime et état physiologique de l'hôte). Nos conclusions porteront sur une comparaison entre l'équilibre réalisé dans la population des Tortues malgaches et celui qui est réalisé chez les Tortues paléarctiques.

A. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS NUMÉRIQUES

Nous avons effectué le relevé quantitatif des espèces chez 7 Tortues (3 *Testudo radiata* et 4 *Pyxis arachnoïdes*). L'espèce *Testudo radiata* est largement répandue dans toute l'île; nous avons pu préciser l'origine de l'un seulement des 3 individus étudiés; l'espèce *Pyxis arachnoïdes* est au contraire étroitement localisée au Sud de Madagascar et les 4 spécimens étudiés proviennent de la même région : Faux-Cap.

Nous donnons dans le tableau n° 10 la liste des abréviations et symboles utilisés pour désigner les espèces.

1. *Résultats obtenus chez les* **Testudo radiata**

a) TESTUDO RADIATA 95 Q

Tortue longue de 13 cm; origine inconnue; sacrifiée le 21-1-1964 après 6 jours de captivité au laboratoire.

Le côlon est divisé en 3 portions :

Portion I : cette partie contient de gros débris de salade.

Nombre d'individus identifiés = 428.

T. m. d. = ♀ : 164, ♂ : 53; Thc. p. d. = ♀ : 2; O. p. = ♀ : 1; T. d. r. = ♀ : 93, ♂ : 13; Al. n. m. = ♀ : 4, ♂ : 3; M. c. = ♀ : 3; Al. d. = ♀ : 1; larves = 91.

Nombre total de femelles évalué à 4.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 2.440; The. p. d. = 30; O. p. = 20; T. d. r. = 1.380; Al. n. m. = 60; M. c. = 50; Al. d. = 20.

Source : MNHN, Paris

Espèce	Abréviation	Symbole
Ataeuris dupuisi	Al. d.	
Ataeuris numidica madagascariensis	Al. n. m.	
Ataeuris quadrilabiata insularis	Al. q. i.	
Atractis chabaudi	A. c.	
Labiduris brygooi	L. b.	
Mehdiella cristata	M. c.	
Mehdiella grassei	M. g.	
Mehdiella stylosa dollfusi	M. s. d.	
Orlieppnema possompesi	O. p.	
Orlieppnema radiatum	O. r.	
Tachygonetria dentata richardae	T. d. r.	
Tachygonetria macrolaimus dessetae	T. m. d.	
Thaparia domerguei	Th. d.	
Thelandros pyxis pyxis	The. p. p.	
Thelandros pyxis dolichurus	The. p. d.	

Tableau n° 10 : Liste des abréviations et symboles utilisés dans le texte et les figures.

Portion II : cette partie contient également de gros débris de salade.

Nombre d'individus identifiés = 475.

T. m. d. : = ♀ : 107, ♂ : 18; The. p. d. = ♀ : 1; O. p. = ♀ : 13, ♂ : 2; T. d. r. = ♀ : 46, ♂ : 2; Al. n. m. = ♀ : 45, ♂ : 15; M. c. = ♀ : 1; Al. d. = ♀ : 14, ♂ : 5; Al. q. i. = ♀ : 21; M. g. = ♀ : 9; Th. d. = ♀ : 2, ♂ : 1; larves = 173.

Nombre total de femelles évalué à 1.800.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 820; The. p. d. = 10; O. p. = 100; T. d. r. = 350; Al. n. m. = 340; M. c. = 10; Al. d. = 80; M. g. = 60; Al. q. i. = 15; Th. d. = 15.

Portion III : cette partie contient de fins débris brunâtres.

Nombre d'individus identifiés = 317.

T. m. d. = ♀ : 45, ♂ : 6; M. s. d. = ♀ : 44, ♂ : 18; O. p. = ♀ : 3, ♂ : 2;

Source : MNHN, Paris

T. d. r. = ♀ : 9; Al. n. m. = ♀ : 1, ♂ : 1; Al. q. i. = ♀ : 5; Th. d. = ♀ : 3, ♂ : 6; larves = 174.

Nombre total de femelles évalué à 3.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 1.220; M. s. d. = 1.200; O. p. = 80; T. d. r. = 250; Al. n. m. = 30; Al. q. i. = 140; Th. d. = 80.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. m. d. = 4.480; The. p. d. = 40; M. s. d. = 1.200; O. p. = 200; T. d. r. = 1.980; Al. n. m. = 430; M. c. = 60; Al. d. = 100; M. g. = 60; Al. q. i. = 155; Th. d. = 95.

Total : 8.800.

b) Testudo radiata 101 Q

Mâle long de 30 cm; origine : piste de la Menavandra à 10 km au nord de Bevoalava (région de Tuléar); sacrifié le 28-3-1964.

Le côlon a été divisé en 2 portions :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 440

T. m. d. = ♀ : 61, ♂ : 18; The. p. d. = ♀ : 120, ♂ : 42; M. s. d. = ♀ : 56, ♂ : 2; O. r. = ♀ : 40, ♂ : 3; T. d. r. = ♀ : 7; Al. n. m. = ♀ : 12; Al. d. = ♀ : 1; larves = 78.

Nombre total de femelles évalué à 61.500.

Nombre de femelles de chaque espèce :

(un examen rapide de l'ensemble des Oxyures de cette partie nous a fait constater la présence de l'espèce *Alaeuris quadrilabiata insularis*, nous l'avons donc fait figurer dans les résultats, il en existe moins d'1 ♀ sur 440 individus, l'ensemble de cette partie en contient donc moins de 180, nous en avons fait figurer 100).

T. m. d. = 12.600; The. p. d. = 24.800; M. s. d. = 11.610; O. r. = 8.300; T. d. r. = 1.450; Al. n. m. = 2.460; Al. d. = 180; Al. q. i. = 100.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 239

T. m. d. = ♀ : 34, ♂ : 1; The. p. d. = ♀ : 5, ♂ : 5; M. s. d. = ♀ : 134, ♂ : 12; O. r. = ♀ : 12; Al. n. m. = ♀ : 3, ♂ : 1; Al. d. = ♀ : 1; larves = 31.

Nombre total de femelles évalué à 12.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 2.230; The. p. d. = 320; M. s. d. = 8.530; O. r. = 780; Al. n. m. = 100; Al. d. : 40.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. m. d. = 14.830; The. p. d. = 25.120; M. s. d. = 20.140; O. r. = 9.080; T. d. r. = 1.450; Al. n. m. = 2.560; Al. d. = 220; Al. q. i. = 100.

Total : 73.500.

c) Testudo radiata 104 Q

Tortue dont la carapace n'a pas été mesurée; origine inconnue; sacrifiée le 8-9-1964 après 7 mois 1/2 de captivité, dont les 4 derniers mois en contact avec la *Testudo graeca zarudnyi* 109 Q originaire d'Iran.

Source : MNHN, Paris

Le côlon a été divisé en 2 parties :

Portion I : nombre d'individus identifiés = 232

T. m. d. = ♀ : 57, ♂ : 18; The. p. d. = ♀ : 35, ♂ : 16; O. p. + O. r. (les 2 espèces sont présentes, mais ont été groupées dans les comptes) = ♀ : 2; T. d. r. = ♀ : 74, ♂ : 10; Al. n. m. = ♂ : 1; M. c. = ♀ : 3, ♂ : 4; M. g. = ♀ : 6; larves = 6.

Nombre total de femelles évalué à 1.500.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 470; The. p. d. = 300; O. p. + O. r. = 20; T. d. r. = 620; Al. n. m. = 10; M. c. = 30; M. g. = 50.

Portion II : nombre d'individus identifiés = 203

T. m. d. = ♀ : 72, ♂ : 24; The. p. d. = ♀ : 2, ♂ : 2; M. s. d. = ♀ : 11, ♂ : 7; O. p. + O. r. = ♀ : 10; T. d. r. = ♀ : 27, ♂ : 7; Al. n. m. = ♀ : 2; M. c. = ♀ : 3, ♂ : 2; Al. d. = ♀ : 2; Al. q. i. = ♀ : 2; larves = 30.

Nombre total de femelles évalué à 2.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 1.100; The. p. d. = 30; M. s. d. = 170; O. p. + O. r. = 150; T. d. r. = 410; Al. n. m. = 30; M. c. = 50; Al. d. = 30; Al. q. i. = 30.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. m. d. = 1.570; The. p. d. = 330; M. s. d. = 170; O. p. + O. r. = 170; T. d. r. = 1.030; Al. n. m. = 40; M. c. = 80; M. g. = 50; Al. d. = 30; Al. q. i. = 30.

Total : 3.500.

2. *Résultats obtenus chez les* **Pyxis arachnoïdes**

a) Pyxis arachnoides 103 Q

Tortue longue de 7,5 cm; origine : Faux-Cap (extrême Sud de Madagascar); sacrifiée le 16-4-1964.

Le côlon a été divisé en 3 portions :

Dans la portion II, le bol alimentaire constituait un boudin compact formé de grosses feuilles peu digérées; le contenu de cette partie a été séparé en 2 lots : d'une part, les Oxyures qui se trouvent libres autour du boudin compact et ceux qui se trouvent contre la muqueuse (II a), d'autre part, les Oxyures qui sont mêlés au bol alimentaire (II b).

Portion I : nombre d'individus identifiés = 384.

T. m. d. = ♀ : 174, ♂ : 4; The. p. p. = ♀ : 119, ♂ : 56; O. p. = ♀ : 1; T. d. r. = ♀ : 11, ♂ : 2; Al. n. m. = ♂ : 1; M. c. = ♀ : 1, ♂ : 4; Th. d. = ♀ : 2; larves = 9.

Nombre total de femelles évalué à 500.

Nombre de femelles de chaque espèce :

(Nous avons trouvé dans l'échantillon 1 ♂ d'*Alaeuris numidica madagas-*

Source : MNHN, Paris

cariensis, l'espèce est donc représentée, et nous l'avons figurée dans les résultats en remplaçant le ♂ par 1 ♀) :
T. m. d. = 280; The. p. p. = 190; O. p. = 2; T. d. r. = 20; Al. n. m. = 2; M. c. = 3; Th. d. = 3.

Portion II :

— côlon externe : II a :

Tout le contenu du côlon a été identifié :

T. m. d. = ♀ : 166, ♂ : 7; The. p. p. = ♀ : 32, ♂ : 8; O. p. = ♀ : 34; T. d. r. = ♀ : 9, ♂ : 2; Al. n. m. = ♀ : 13, ♂ : 4; M. c. = ♀ : 3; Al. d. = ♀ : 3; Al. q. i. = ♀ : 2; Th. d. = ♀ : 6; larves = 2.

Total : 291 dont 268 femelles.

— côlon interne : II b :

Nombre d'individus identifiés = 341.

T. m. d. = ♀ : 153, ♂ : 30; The. p. p. = ♀ : 19, ♂ : 35; O. p. = ♀ : 26; T. d. r. = ♀ : 5, ♂ : 1; Al. n. m. = ♀ : 20, ♂ : 9; M. c. = ♀ : 1, ♂ : 2; Al. d. = ♀ : 12, ♂ : 1; Al. q. i. = ♀ : 1; Th. d. = ♀ : 2; larves = 21.

Nombre total de femelles évalué à 730.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 468; The. p. p. = 58; O. p. = 80; T. d. r. = 15; Al. n. m. = 60; M. c. = 3; Al. d. = 37; Al. q. i. = 3; Th. d. = 6.

Composition approximative de la portion II :

T. m. d. = 634; The. p. p. = 91; O. p. = 114; T. d. r. = 21; Al. n. m. = 74; M. c. = 6; Al. d. = 40; Al. q. i. = 5; Th. d. = 12;

Total : 1.000.

Portion III : tout le contenu de cette partie a été identifié :

T. m. d. = ♀ : 13, ♂ : 3; The. p. p. = ♀ : 3, ♂ : 1; M. s. d. = ♀ : 6, ♂ : 1; O. p. = ♀ : 7, ♂ : 4; T. d. r. = ♀ : 4; Al. n. m. = ♀ : 16, ♂ : 6; M. c. = ♀ : 2, ♂ : 2; Al. d. = ♀ : 15, ♂ : 3; Al. q. i. = ♀ : 13, ♂ : 6; Th. d. = ♀ : 1, ♂ : 2; larves = 18.

Total : 126 individus dont 80 femelles.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. m. d. = 927; The. p. p. = 284; M. s. d. = 6; O. p. = 123; T. d. r. = 48; Al. n. m. = 92; M. c. = 11; Al. d. = 55; Al. q. i. = 18; Th. d. = 16.

Total : 1.580.

b) Pyxis arachnoides 82 Q

Tortue longue de 8,5 cm; origine : Faux-Cap (extrême Sud de Madagascar); sacrifiée le 25-6-1963 après 1 semaine de captivité au laboratoire.

Le côlon contient une première portion large très riche en Oxyures et pauvre en matières alimentaires, suivie d'une partie plus étroite qui va jusqu'au cloaque, contenant plusieurs crottes brunes solides entremêlées d'Oxyures.

Tous les Oxyures du côlon ont été mêlés.

Source : MNHN, Paris

Nombre d'individus identifiés = 575.

T. m. d. = ♀ : 153, ♂ : 62; The. p. p. = ♀ : 42, ♂ : 13; M. s. d. = ♀ : 2, ♂ : 5; O. p. = ♀ : 18, ♂ : 7; T. d. r. = ♀ : 13, ♂ : 11; Al. n. m. = ♀ : 21, ♂ : 21; M. c. = ♀ : 38, ♂ : 13; Al. d. = ♀ : 2, ♂ : 2; Al. q. i. = ♀ : 11, ♂ : 4; Th. d. = ♀ : 5; larves = 129.

Nombre total de femelles évalué à 6.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 3.000; The. p. p. = 830; M. s. d. = 40; O. p. = 350; T. d. r. = 260; Al. n. m. = 410; M. c. = 750; Al. d. = 40; Al. q. i. = 220; Th. d. = 100.

c) Pyxis arachnoides 102 Q

Tortue longue de 9 cm; origine : Faux-Cap (extrême Sud de Madagascar : 40 km au Sud-Est de Tuléar); sacrifiée le 19-4-1964.

Le côlon a été divisé en 3 portions, le contenu de chaque portion étant lui-même séparé en 2 lots, d'une part le lot d'Oxyures qui occupent le centre du côlon et qui sont pris dans le bol alimentaire, d'autre part le lot d'Oxyures qui occupent le pourtour.

Portion I :

— *lot interne :* nombre d'individus identifiés = 248.

T. m. p. = ♀ : 33, ♂ : 13; T. d. r. = ♀ : 117, ♂ : 5; M. c. = ♀ : 11, ♂ : 2; Al. d. = ♀ : 3; larves = 61.

Nombre total de femelles évalué à 1.250.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 250; T. d. r. = 890; M. c. = 90; Al. d. = 20.

— *lot externe :* nombre d'individus identifiés = 446.

T. m. d. = ♀ : 60, ♂ : 32; The. p. d. = ♂ : 1; T. d. r. = ♀ : 155, ♂ : 9; M. c. = ♀ : 24, ♂ : 19; Al. d. = ♀ : 5; Al. q. i. = ♀ : 1; Th. d. = ♂ : 2; larves = 138.

Nombre total de femelles évalué à 1.000.

Nombre de femelles de chaque espèce :

(Pour les espèces The. p. d. et Th. d., où nous avons trouvé uniquement des ♂, ceux-ci ont été remplacés par des ♀ dans le compte total).

T. m. d. = 240; The. p. d. = 2; T. d. r. = 630; M. c. = 100; Al. d. = 20; Al. q. i. = 6; Th. d. = 2.

Composition approximative de la portion I :

T. m. d. = 490; The. p. d. = 2; T. d. r. = 1.520; M. c. = 190; Al. d. = 40; Al. q. i. = 6; Th. d. = 2.

Total : 2.250.

Portion II :

— *lot interne :* nombre d'individus identifiés = 118.

T. m. d. = ♀ : 53, ♂ : 19; M. s. d. = ♀ : 1; T. d. r. = ♀ : 6, ♂ : 1; Al. n. m. = ♂ : 2; M. c. = ♀ : 1; Al. d. = ♀ : 1; Al. q. i. = ♀ : 1; larves = 33.

Un examen rapide de l'ensemble du côlon nous a fait constater la présence des espèces The. p. d. et Th. d., nous les faisons donc figurer en

Source : MNHN, Paris

petit nombre dans l'évaluation du nombre total de femelles présentes dans cette partie.

Nombre total de femelles évalué à 500.

— Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 400; The. p. d. = 2; M. s. d. = 8; T. d. r. = 48; Al. n. m. = 16; M. c. = 8; Al. d. = 8; Al. q. i. = 8; Th. d. = 2;

— *lot externe* : nombre d'individus identifiés = 440.

T. m. d. = ♀ : 98, ♂ : 55; M. s. d. = ♀ : 6, ♂ : 1; O. p. = ♀ : 4, ♂ : 1; T. d. r. = ♀ : 27, ♂ : 3; Al. n. m. = ♀ : 6, ♂ : 1; M. c. = ♀ : 15, ♂ : 18; Al. d. = ♀ : 11, ♂ : 4; Al. q. i. = ♀ : 4, ♂ : 2; Th. d. = ♀ : 2, ♂ : 1; larves = 181.

Nombre total de femelles évalué à 425.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 240; M. s. d. = 15; O. p. = 10; T. d. r. = 65; Al. n. m. = 15; M. c. = 40; Al. d. = 25; Al. q. i. = 10; Th. d. = 5.

Composition approximative de la portion II :

T. m. d. = 640; The. p. d. = 2; M. s. d. = 23; O. p. = 10; T. d. r. = 113; Al. n. m. = 31; M. c. = 48; Al. d. = 33; Al. q. i. = 18; Th. d. = 7.

Total : 925.

Portion III :

Le lot d'Oxyures interne et le lot externe ont été mêlés; cette portion contenait beaucoup de matières alimentaires.

Nombre d'individus identifiés = 294.

T. m. d. = ♀ : 41, ♂ : 9; M. s. d. = ♀ : 20, ♂ : 11; O. p. = ♀ : 7, ♂ : 3; T. d. r. = ♀ : 1, ♂ : 1; Al. n. m. = ♀ : 14, ♂ : 5; M. c. = ♀ : 1; Al. d. = ♀ : 3, ♂ : 3; Al. q. i. = ♀ : 20, ♂ : 13; Th. d. = ♀ : 3, ♂ : 3; larves = 136.

Nombre total de femelles évalué à 467.

Nombre de femelles de chaque espèce :

T. m. d. = 175; M. s. d. = 85; O. p. = 30; T. d. r. = 4; Al. n. m. = 60; M. c. = 4; Al. d. = 12; Al. q. i. = 85; Th. d. = 12.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. m. d. = 1.305; The. p. d. = 4; M. s. d. = 108; O. p. = 40; T. d. r. = 1.637; Al. n. m. = 91; M. c. = 242; Al. d. = 85; Al. q. i. = 109; Th. d. = 21.

Total : 3.642.

d) Pyxis arachnoides 85 Q

Femelle de 10 cm de long; origine : Faux-Cap (extrême Sud de Madagascar); sacrifiée le 10-10-1963 après plusieurs mois de captivité en France sans alimentation.

Le côlon est divisé en 2 portions :

Portion I :

Dans la 1re portion, on trouve des matières alimentaires brunâtres et de très nombreux Nématodes.

Source : MNHN, Paris

Nombre d'individus identifiés = 732.

A. c. = ♀ et larves : 570, ♂ : 1 ; L. b. = ♀ et larves : 129, ♂ : 30 ; T. m. d. = ♀ : 1 ; larves = 1.

Nombre total d'individus évalué à 20.000.

Nombre d'individus de chaque espèce :

T. m. d. = 50 ; A. c. (♂, ♀ et larves) = 15.600 ; L. b. (♂, ♀ et larves) = 4.300 ;

Portion II :

Dans la 2e portion, on trouve des matières alimentaires brunes mêlées d'Oxyures beaucoup moins nombreux.

Nombre d'individus identifiés = 421.

A. c. = larves et jeunes ♀ ne contenant pas de larves : 240, ♂ : 2 ; L. b. = larves et ♀ : 158, ♂ : 9 ; Oxyures = 12.

411 Oxyures sont ensuite identifiés, en laissant de côté les *Atractis* et les *Labiduris*.

T. m. d. = ♀ : 15 ; M. s. d. = ♀ : 2 ; O. p. = ♀ : 10 ; Th. d. = ♀ : 3 ; larves = 11.

Nombre total d'individus évalué à 10.000.

Nombre d'individus de chaque espèce (pour les Oxyures, seules les ♀ sont considérées) :

A. c. (♂, ♀ et larves) = 5.750 ; L. b. (♂, ♀ et larves) = 3.960 ; Oxyures = 290 répartis de la façon suivante :

T. m. d. = 140 ; M. s. d. = 20 ; O. p. = 90, Th. d. = 40.

Composition approximative de l'ensemble du côlon :

T. m. d. = 190 ; M. s. d. = 20 ; O. p. = 90 ; Th. d. = 40 ; A. c. = 21.350 ; L. b. = 8.260.

B. — CONSTATATIONS GÉNÉRALES

Nous retrouvons dans la population de Nématodes du côlon des Tortues malgaches les principaux traits qui caractérisent celle du côlon des Tortues paléarctiques.

— Grande abondance des individus.

— Foisonnement d'espèces voisines : il existe chez les Tortues malgaches 12 espèces d'Oxyures, appartenant à 6 genres voisins (2 espèces de *Tachygonetria*, 3 espèces de *Mehdiella*, 3 espèces d'*Alaeuris*, une espèce de *Thaparia*, 2 espèces d'*Ortleppnema*, 1 espèce de *Thelandros*) ; les espèces se répartissent donc en un plus grand nombre de genres que chez les Tortues paléarctiques ; le nombre d'espèces différentes trouvées chez une même Tortue varie de 4 à 11.

Chez les Tortues âgées, il s'ajoute aux Oxyures 2 espèces de la famille des Atractidés, alors qu'il n'en existe qu'une chez les Tortues paléarctiques.

— Inégalité d'abondance entre les espèces.

Comme pour les Tortues paléarctiques, nous avons mis cette inégalité en évidence :

Source : MNHN, Paris

1° En effectuant pour chaque espèce la somme des femelles présentes chez toutes les Tortues étudiées :
Thelandros pyxis (les deux sous-espèces vicariantes ont été groupées) : 26.636; *Tachygonetria macrolaimus desselae* : 26.464; *Mehdiella stylosa dollfusi* : 21.669; *Ortleppnema possompesi* + *Ortleppnema radiatum* (les 2 espèces vicariantes ont été groupées) : 10.042; *Tachygonetria dentata richardae* : 6.392; *Alaeuris numidica madagascariensis* : 3.615; *Mehdiella cristata* : 1.052; *Alaeuris dupuisi* : 535; *Alaeuris quadrilabiata insularis* : 521; *Thaparia domerguei* : 273; *Mehdiella grassei* : 110.

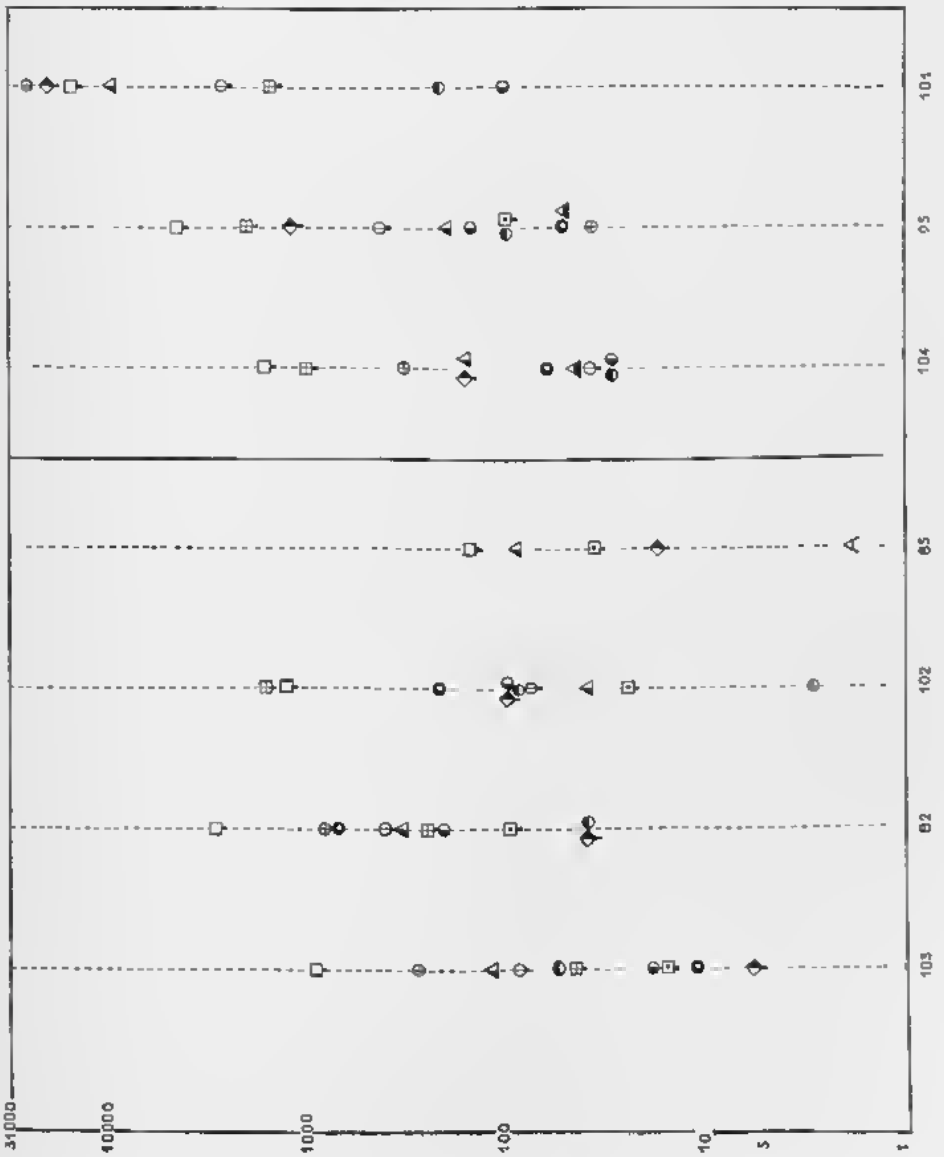


FIG. 93. — *Composition de la population des différentes Tortues malgaches étudiées.*
Pour l'interprétation du graphique, voir la légende de la figure n° 82.
Voir la liste des symboles représentant les différentes espèces sur le tableau n° 10.

Source : MNHN, Paris

2° En représentant graphiquement (fig. 93) la composition de la population de chacune des Tortues.

Nous constatons sur le graphique que si certaines espèces présentent les mêmes quantités relatives chez toutes les Tortues, plusieurs d'entre elles, comme *T. dentata richardae*, *The. pyxis*, *M. stylosa dollfusi*, *M. cristata* par exemple, sont représentées d'une manière très variable; cette irrégularité se rencontre chez un plus grand nombre d'espèces que chez les Tortues paléarctiques, où seules, *T. dentata dentata* et *M. microstoma* présentent ce phénomène. Il en résulte qu'il est plus difficile de classer les espèces en plusieurs catégories.

— 4 espèces peuvent se trouver abondamment représentées : *T. macrolaimus dessetae*, *T. dentata richardae*, *The. pyxis* et *M. stylosa dollfusi*, mais parmi celles-ci une seule (*T. macrolaimus dessetae*), l'est régulièrement :

— *T. macrolaimus dessetae* se trouve en nombre dominant chez 5 des Tortues examinées et est abondamment représentée chez les 3 autres; chez la *Pyxis* 85 Q, qui contient des *Atractides*, elle est en faible quantité, mais est cependant la plus abondante des espèces d'Oxyures.

— *T. dentata richardae* est abondamment représentée chez 3 des Tortues examinées et est rare chez les autres. Elle semble présenter un antagonisme avec l'espèce *The. pyxis* (voir fig. 94) : en effet, chez les 3 Tortues où elle est en abondance, *The. pyxis* est rare, et inversement chez les 3 Tortues où elle est rare, *The. pyxis* se trouve en quantité moyenne (cas de 82 Q et de 104 Q) ou dominante (cas de 101 Q).

Par analogie avec le cas des Tortues paléarctiques, nous supposons qu'elle présente également un antagonisme avec les *Atractides*, et elle est en effet absente de 85 Q, seule Tortue possédant des Atractides que nous ayons trouvée.

— *The. pyxis* (existant sous forme de 2 sous-espèces vicariantes), est représentée d'une manière très variable : chez la *Testudo radiata* 101 Q, elle est en nombre nettement dominant; chez la *Testudo radiata* 104 Q et chez les *Pyxis* 82 Q et 103 Q, elle est assez bien représentée, venant en 2e ou 3e position, tandis que chez la *Testudo radiata* 95 Q et la *Pyxis* 102 Q, elle est extrêmement rare; nous venons de voir qu'elle semblait présenter un antagonisme avec l'espèce *Thelandros pyxis*; elle est comme cette dernière, absente de la Tortue 85 Q qui possède des Atractides et est peut-être également éliminée par ceux-ci.

— *M. stylosa dollfusi* présente également une abondance très variable : son pourcentage par rapport au nombre total des femelles paraît augmenter avec la taille des Tortues; il varie de 0,4 à 5,5 chez les *Pyxis*, et de 4,8 à 27,4 chez les *Testudo radiata*; chez la *Testudo radiata* 101 Q, où le pourcentage est de 27,4, l'espèce arrive en 2e position, derrière *The. pyxis*.

— Les autres espèces n'ont jamais été trouvées en grande abondance :

— *Orlleppnema*, dont les 2 espèces sont presque toujours vicariantes, l'une de l'autre, est en général assez bien représentée.

— Il en est de même d'*Al. numidica madagascariensis*, quoiqu'elle soit moins abondante que la précédente.

— *M. cristata* est très rare chez les *Testudo radiata* et la *Pyxis* 103 Q, et se trouve légèrement plus abondante chez les 2 autres *Pyxis*;

Source : MNHN, Paris

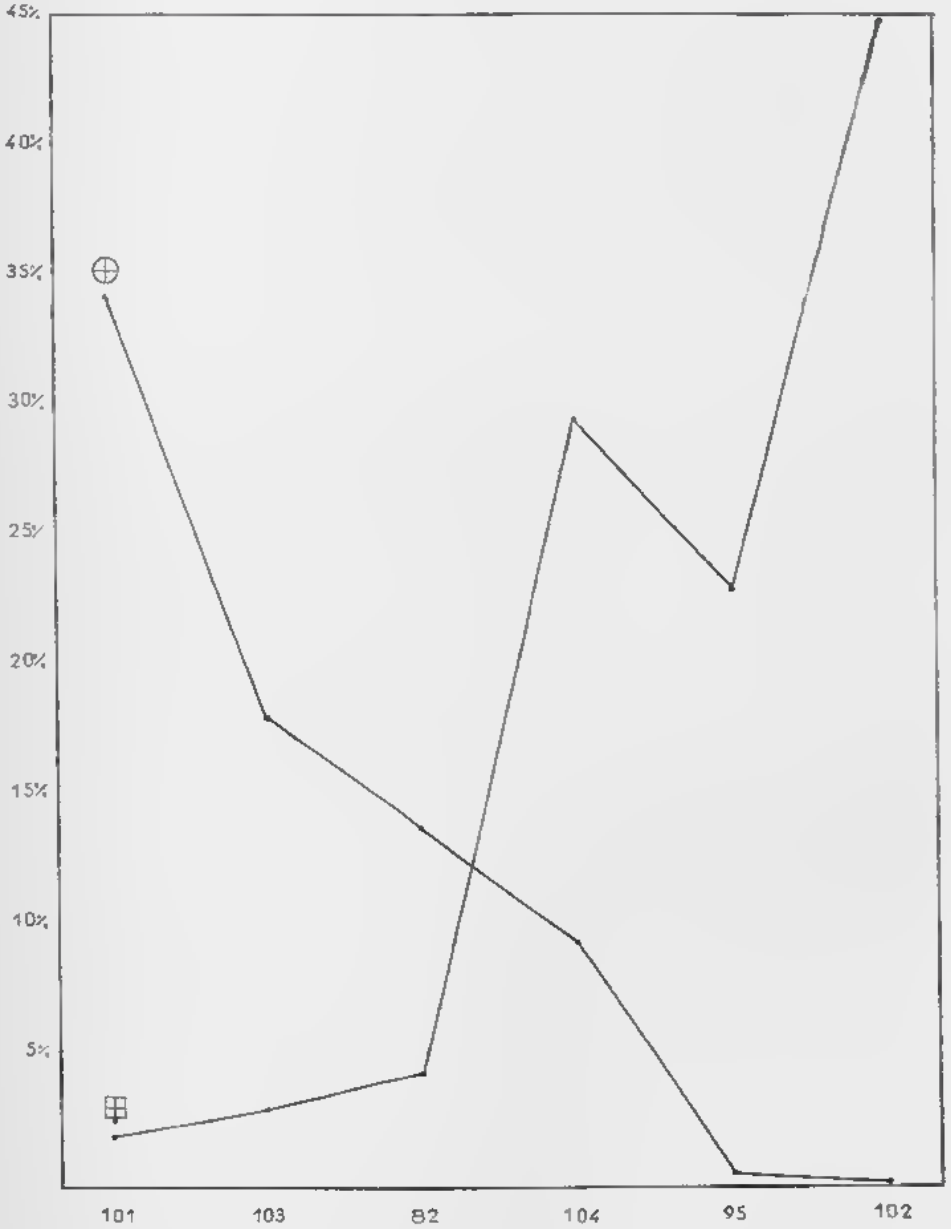


FIG. 94. — Antagonisme selectif entre les espèces *Tachygonetria dentata richardae* et *Thelandros pyxis*.
En abscisse : n° des Tortues considérées.
En ordonnée : ligne du cercle : pourcentages des femelles de *Thelandros pyxis* par rapport au nombre total de ♀;
ligne du carré : pourcentages des femelles de *Tachygonetria dentata richardae* par rapport au nombre total de ♀.

Source : MNHN, Paris

— Les 4 autres espèces, *Al. dupuisi*, *Al. quadrilabiata insularis*, *Th. domerguei* et *M. grassei* sont toujours très peu abondantes.

— Nous supposons par analogie avec le cas des Tortues paléarctiques, que les Atractides ne se trouvent en abondance que chez les Tortues âgées; nous ne les avons nous-même rencontrés que chez la *Pyxis arachnoïdes* 85 Q, qui est la plus grande de celles que nous ayons autopsiées : nous y trouvons les 2 espèces *Atractis chabaudi* et *Ladiburis brygooi*, les Atractides étant environ 3 fois plus abondants que les *Labiduris*; à l'inverse de ce que nous avions constaté chez les Tortues paléarctiques, le nombre des Oxyures se trouve ici extrêmement réduit.

C. — RÉPARTITION SPATIALE DES ESPÈCES DANS LE COLON

1. Répartition des espèces dans le côlon

Nous avons uniquement étudié la répartition longitudinale des espèces (1) en divisant le côlon en 3 portions (schématisées sur la fig. 80 A); nous constatons que la plupart des espèces présentent comme chez les Tortues paléarctiques une préférence pour l'une des régions du côlon (tableau n° 11) :

a) 3 espèces montrent une préférence pour la région voisine de l'iléon :

— *Thelandros pyxis* : dans les cas où elle est abondante, cette espèce est toujours en beaucoup plus grande quantité dans la première portion.

Espèces	Répartition longitudinale		
	1re portion	2e portion	3e portion
The. pyxis	+		
T. macrolaimus desseiae	+	+	
M. stylosa dollfusi		+	+
O. possompesi		+	
O. radialum			
T. dentata richardae	+		
Al. numidica madagascariensis		+	
M. cristata	+		
Al. dupuisi		+	
Al. quadrilabiata insularis		+	+
Th. domerguei	+	+	

Tableau n° 11 : Répartition des espèces dans le côlon chez les Tortues malgaches.

(1) Nous avons chez 2 Tortues séparé le contenu du côlon en 2 lots, un interne et un externe, pour étudier la repartition radiale, mais les résultats obtenus ne sont pas nets.

Source : MNHN, Paris

— *Mehdiella cristata* et *Tachygonetria dentata richardae* : dans plusieurs cas, ces espèces ont été trouvées nettement plus abondantes dans la première portion du côlon; elles sont rares dans la portion terminale.

b) Les espèces ci-dessous montrent au contraire une préférence pour les régions plus distales :

— *Alaeuris numidica madagascariensis*, *Alaeuris dupuisi* et *Ortleppnema* (*possompesi* et *radiatum*), sont souvent présents dans la première portion, mais sont généralement plus abondants dans la deuxième.

— *Mehdiella stylosa dollfusi* et *Alaeuris quadrilabiata insularis* sont rarement présentes dans la première portion, elles ne se rencontrent en quantité appréciable que dans la deuxième portion, et sont souvent très abondantes particulièrement dans la région tout à fait postérieure.

c) Les deux espèces *Tachygonetria macrolaimus desseiae* et *Thaparia domerguei* semblent réparties également dans toutes les parties du côlon (1).

d) En ce qui concerne les *Atractides*, chez la *Pyxis* 85 Q, *Atractis chabaudi* est relativement plus abondant dans la première portion, alors que *Labiduris brygooi* au contraire, est proportionnellement plus abondant dans la deuxième.

2. Corrélations biomorphologiques et étude analytique des espèces

Nous avons essayé de mettre en évidence comme pour les Tortues paléarctiques des corrélations entre la biologie et la structure apicale des espèces et d'individualiser 2 biotopes :

— *un biotope central* dont les espèces possèdent les 3 caractéristiques suivantes :
— abondance,
— préférence pour la région antérieure du côlon ou égalité de répartition dans l'ensemble du côlon,
— structure apicale peu spécialisée à symétrie triradiée.
— *un biotope paramuqueux* dont les espèces possèdent les caractéristiques opposées :
— rareté,
— préférence pour la région postérieure du côlon,
— structure apicale spécialisée ou tout au moins à symétrie triradiée modifiée.

Nous avons tenté de répartir les espèces dans ces 2 biotopes : (fig. 95).

a) Biotope central

Nous avons attribué au biotope central les espèces suivantes :

— *Atractis chabaudi* et *Labiduris brygooi* : ces espèces appartiennent au biotope central par leur abondance. Leur structures buccales sont trop différentes de celles des Oxyurides qui les accompagnent pour pouvoir leur être comparées.

(1) Nous n'avons pas considéré l'espèce *Mehdiella grassei* car elle n'a été trouvée que chez 2 Tortues et est insuffisamment connue.

Source : MNHN, Paris

— *Tachygonetria dentata richardae, Tachygonetria macrolaimus dessetae* et *Thelandros pyxis* : ces espèces possèdent les 3 caractéristiques du biotope.

— *Thaparia domerguei* : cette espèce appartient au biotope central par sa répartition égale dans tout le côlon, mais possède une structure apicale très modifiée et est toujours très faiblement représentée.

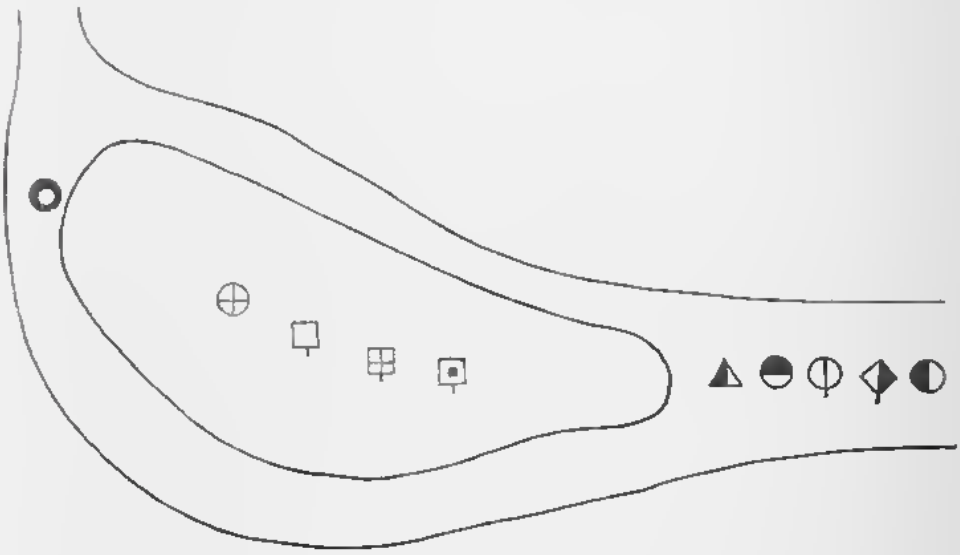


Fig. 95. — Schéma individualisant les 2 biotopes du côlon des Tortues malgaches.

b) Biotope paramuqueux

Nous avons attribué à ce biotope les espèces suivantes :

— *Alaeuris numidica madagascariensis, Alaeuris quadrilabiata insularis* et *Ortleppnema possompesi* : ces espèces possèdent les 3 caractéristiques du biotope.

— *Ortleppnema radiatum* : cette espèce appartient au biotope paramuqueux par sa préférence pour la région postérieure du côlon et par sa rareté, mais possède une structure apicale à 6 lèvres très primitive (à l'inverse de sa vicariante *Ortleppnema possompesi* dont la structure apicale est très modifiée).

— *Alaeuris dupuisi* : cette espèce appartient au biotope paramuqueux par sa rareté et sa localisation dans la région postérieure, mais possède une structure apicale primitive à symétrie triradiée.

— *Mehdiella cristata* : cette espèce appartient au biotope paramuqueux par sa rareté et sa structure apicale primitive, mais s'oppose aux autres espèces de ce biotope par sa préférence pour la région antérieure du côlon.

— *Mehdiella stylosa dollfusi* : cette espèce appartient au biotope paramuqueux par sa localisation dans la région postérieure du côlon et par sa structure apicale spécialisée, mais elle se distingue des autres espèces de ce biotope par le fait qu'elle peut se trouver très abondante chez certaines Tortues.

Source : MNHN, Paris

— *Mehdiella grassei* : cette espèce appartient au biotope paramuqueux par sa rareté, mais possède une structure apicale primitive à symétrie triradiée.

Nous voyons que l'opposition entre formes du biotope central à structure céphalique primitive et formes du biotope paramuqueux à structure céphalique spécialisée est moins nette que pour les espèces paléarctiques.

Ceci peut s'expliquer par les considérations suivantes :

Les formes du biotope central, paraissant se nourrir du bol alimentaire, ont un régime peu spécialisé, proche du régime saprophytique; par contre, elles sont, dans la classification générale du groupe des *Pharyngodoninae*, les formes les plus évoluées, puisqu'elles sont hautement caractéristiques de Reptiles herbivores.

A l'inverse, les formes paramuqueuses ont un régime plus adapté au parasitisme, mais sont dans la classification générale plus primitives, puisqu'elles sont plus proches des Oxyures de Reptiles carnivores.

Chez les Tortues paléarctiques, où presque toutes les espèces appartiennent au même genre *Tachygonetria*, le régime alimentaire non spécialisé des formes du biotope central se traduit par une structure buccale moins spécialisée que chez les formes du biotope paramuqueux; chez les Tortues malgaches, les espèces se répartissent en des genres variés, et les formes du biotope paramuqueux appartiennent souvent à des genres primitifs, dont la structure buccale peut donc rester relativement peu évoluée, et celle-ci ne s'oppose plus nettement à celle des espèces du biotope central.

D. — ÉTUDE QUANTITATIVE DE L'ABONDANCE RELATIVE DES ESPÈCES

Si nous appliquons la formule de Mac ARTHUR aux Oxyures des Tortues malgaches, les résultats obtenus sont beaucoup moins bons que chez les Tortues paléarctiques.

Voici par exemple les résultats concernant les Tortues 95 Q et 101 Q :

1. Tortue 95 Q

a) résultats obtenus en considérant la population dans son ensemble :

	résultats théoriques	résultats observés
1. *Tachygonetria macrolaimus dessetae* .	2 413	4 480
2. *Tachygonetria dentata richardae* . . .	1 613	1 980
3. *Mehdiella stylosa dollfusi*	1 214	1 200
4. *Alaeuris numidica madagascariensis* .	947	430
5. *Ortleppnema possompesi*	747	200
6. *Alaeuris quadrilabiata insularis* . . .	587	155
7. *Alaeuris dupuisi*	454	100
8. *Thaparia domerguei*	340	95
9. *Mehdiella grassei*	240	60
10. *Mehdiella cristata*	152	60
11. *Thelandros pyxis*	72	40

Source : MNHN, Paris

b) résultats obtenus en considérant séparément les 2 biotopes :

— *biotope central*

	résultats théoriques	résultats observés
1. *Tachygonetria macrolaimus dessetae* .	3 437	4 480
2. *Tachygonetria dentata richardae* . . .	1 787	1 980
3. *Thaparia domerquei*	957	95
4. *Thelandros pyxis*	412	40

— *biotope paramuqueux*

	résultats théoriques	résultats observés
1. *Mehdiella stylosa dollfusi*	816	1 200
2. *Alaeuris numidica madagascariensis* .	501	430
3. *Orlleppnema possompesi*	343	200
4. *Alaeuris quadritabiata insularis* . . .	238	155
5. *Alaeuris dupuisi*	160	100
6. *Mehdiella grassei*	97	60
7. *Mehdiella cristata*	45	60

2. Tortue 101 Q

a) résultats obtenus en considérant la population dans son ensemble :

	résultats théoriques	résultats observés
1. *Thelandros pyxis*	24 987	25 120
2. *Mehdiella stylosa dollfusi*	15 787	20 140
3. *Tachygonetria macrolaimus dessetae* .	11 187	14 830
4 *Orlleppnema radiatum*	8 123	8 260
5. *Alaeuris numidica madagascariensis* .	5 823	2 560
6. *Tachygonetria dentata richardae* . . .	3 983	1 450
7. *Alaeuris dupuisi*	2 456	220
8. *Alaeuris quadritabiata insularis* . . .	1 150	100

b) résultats obtenus en considérant séparément les 2 biotopes :

— *biotope central*

	résultats théoriques	résultats observés
1. *Thelandros pyxis dolichurus*	25 300	25 120
2. *Tachygonetria macrolaimus dessetae* .	11 500	14 830
3. *Tachygonetria dentata richardae* . . .	4 600	1 450

— *biotope paramuqueux*

	résultats théoriques	résultats observés
1. *Mehdiella stylosa dollfusi*	14 700	20 140
2. *Orlleppnema radiatum*	9 080	8 260
3. *Alaeuris numidica madagascariensis* .	5 042	2 560
4. *Alaeuris dupuisi*	2 898	220
5. *Alaeuris quadritabiata insularis* . . .	1 288	100

Nous constatons que dans tous les cas les résultats se rapprochent de ceux qui avaient été obtenus chez les Tortues paléarctiques lorsque nous ne tenions pas compte des sous-espèces, c'est-à-dire : espèces abondantes plus abondantes que ne l'indiquent les résultats théoriques et espèces rares moins abondantes que ne l'indiquent les résultats théoriques. Peut-être avons-nous à Madagascar des sous-espèces que nous n'avons pas su distinguer; ainsi que nous l'avons vu précédemment (chapitre II, p. 203), il nous semble cependant aventureux d'attacher une importance prépondérante à des considérations purement mathématiques.

Source : MNHN, Paris

E. — CONCLUSION : COMPARAISON ENTRE L'ÉQUILIBRE PALÉARCTIQUE ET L'ÉQUILIBRE MALGACHE

Nous avons vu que nous retrouvions dans l'équilibre malgache les principaux traits déjà observés dans l'équilibre paléarctique :

— abondance des individus,

— foisonnement d'espèces voisines,

— inégalité d'abondance entre les espèces.

Par rapport aux espèces paléarctiques, les espèces malgaches peuvent se diviser en 2 catégories :

1. Les espèces vicariantes d'espèces paléarctiques

Nous constatons que ces espèces ne sont pas seulement vicariantes morphologiquement, mais également au point de vue biologique : elles présentent la même abondance et la même localisation dans le côlon :

— ainsi, *Tachygonetria macrolaimus desseiae* et *T. dentata richardae* sont comme leurs vicariantes *T. macrolaimus palearcticus* et *T. dentata dentata* des espèces abondantes appartenant au biotope central.

— *Thaparia domerguei* est comme sa vicariante *Thaparia thapari* très rare et présente une répartition égale dans tout le côlon.

— *Mehdiella stylosa dollfusi* se trouve comme sa vicariante *M. stylosa stylosa* principalement localisée dans les régions postérieures du côlon; notons cependant qu'elle diffère de sa vicariante par le fait qu'elle peut se trouver très abondante dans certains cas.

— de même, *Alaeuris numidica madagascariensis* est comme sa vicariante *Alaeuris numidica numidica* peu abondante et montre une préférence pour la région postérieure du côlon.

— *Mehdiella cristata*, qui, nous l'avons vu (Première Partie, p. 88), est vraisemblablement au point de vue morphologique la vicariante de *M. uncinata*, semble également présenter avec cette espèce une vicariance biologique : elle est en effet comme celle-ci peu abondante et montre cependant une préférence pour la région antérieure du côlon.

2. Les espèces qui n'ont pas de vicariantes chez les Tortues paléartiques

Plusieurs espèces malgaches ne possèdent pas de vicariantes paléarctiques et inversement. Ainsi, parmi les espèces du biotope central, *Thelandros pyxis* n'a pas d'espèce vicariante chez les Tortues paléarctiques, alors que *Tachygonetria conica* et *T. longicollis*, qui sont les plus abondantes des espèces paléarctiques, ne sont pas représentées chez les Tortues malgaches.

Parmi les espèces du biotope paramuqueux, nous trouvons chez les Tortues malgaches 5 espèces qui n'ont pas de vicariantes paléarctiques : les 2 espèces du genre *Ortleppnema*, 2 espèces du genre *Alaeuris* = *Al. quadrilabiata insularis* et *Al. dupuisi* et l'espèce *Mehdiella grassei*; inversement,

Source : MNHN, Paris

Tachygonetria robusta et *Mehdiella microstoma* ne se rencontrent que chez les Tortues paléarctiques (1).

Nous constatons que les espèces malgaches qui n'ont pas de vicariantes paléarctiques sont des espèces primitives, appartenant à des genres peu évolués : le genre *Thelandros* qui appartient à la lignée des Oxyures de Reptiles carnivores, le genre *Alaeuris* qui n'est pas spécifique de Tortues, le genre *Ortleppnema* dont les papilles caudales très grosses sont un caractère primitif.

Il en résulte que l'ensemble de la population des Tortues malgaches est plus primitif que celui des Tortues paléarctiques.

Bien que les 2 populations possèdent les mêmes caractères principaux, et que près de la moitié des espèces soient vicariantes, ces populations diffèrent donc par plusieurs éléments :

— l'ensemble de la population est plus primitif chez les Tortues malgaches,

— les espèces se répartissent en un plus grand nombre de genres; nous y trouvons 6 genres différents, alors que chez les Tortues paléarctiques, la presque totalité des espèces appartiennent aux 2 genres très voisins *Tachygonetria* et *Mehdiella*,

— enfin, les proportions des différentes espèces sont moins constantes chez les Tortues malgaches que chez les Tortues paléarctiques, les espèces « abondantes » en particulier présentent une grande variabilité.

Il semble donc que nous puissions opposer au type d'équilibre paléarctique évolué et très stable, le type malgache plus primitif par sa composition en espèces et moins stable dans sa composition quantitative.

(1) Nous ne parlons pas des espèces *Tachygonetria numidica*, *T. seurati*, et *M. longissima*, qui ont dans la zone paléarctique une localisation restreinte.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LES POPULATIONS DES TORTUES SUD-AFRICAINES

Nous avons pu étudier les populations d'Oxyures de diverses Tortues sud-africaines : d'une part une *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley, une *Testudo pardalis* de Victoria West et une *Testudo pardalis* étiquetée simplement « État libre d'Orange », d'autre part 3 *Testudo pardalis* provenant du Jardin Zoologique National de Pretoria et 3 *Testudo pardalis* récoltées dans le Swaziland.

Pour toutes ces Tortues, nous n'avons eu à notre disposition qu'une partie du contenu colique, si bien que nous n'avons pas pu faire une étude quantitative des populations, mais l'étude qualitative nous a apporté des résultats très intéressants.

Nous avons constaté qu'il existait en Afrique du Sud suivant le lieu de récolte 2 types de faune complètement différents :

A. — *Un premier type de faune* se rencontre chez la *Testudo tentoria verreauxi* de Kimberley et les *Testudo pardalis* de Victoria West et de l'État libre d'Orange, Tortues provenant de régions montagneuses sèches.

Nous avons dénombré chez la *Testudo tentoria verreauxi* 14 espèces ou sous-espèces réparties ainsi : 3 *Tachygonetria*, 3 *Alaeuris*, 5 *Thelandros*, 1 *Thaparia* et 2 espèces dont nous n'avons pu déterminer le genre en l'absence de mâles; chez les *Testudo pardalis*, nous n'avons pu faire qu'une étude incomplète du contenu colique, mais 5 des espèces précédentes ont été retrouvées.

Nous voyons que l'équilibre réalisé chez ces Tortues est comparable à l'équilibre malgache et est donc de type primitif : en effet, les espèces se répartissent en plusieurs genres et les genres les plus représentés sont des genres peu évolués : *Thelandros* et *Alaeuris*. Notons que chez les Tortues sud-africaines, c'est le genre *Thelandros* qui est le plus abondant, alors que chez les Tortues malgaches, le caractère primitif de la population est surtout dû au genre *Alaeuris*.

Nous remarquons qu'il n'existe, en dehors de l'*Atractis*, que 3 espèces qui soient vicariantes d'espèces malgaches; nous trouvons donc entre les populations malgache et sud-africaine une ressemblance dans le type de l'équilibre, mais non une ressemblance due à la présence d'espèces vicariantes, qui indiquerait une origine phylogénique commune assez récente; à ce point de vue, la parenté est plus grande entre la faune des Tortues malgaches et celle des Tortues de la région paléarctique.

B. — *Un deuxième type de faune complètement différent* se rencontre chez les *Testudo pardalis* du Jardin Zoologique National de Pretoria et du Swaziland, région orientale humide.

Chez celles-ci, nous trouvons une faune pauvre en espèces; il n'en existe que 5, réparties ainsi : 4 *Tachygonetria* et 1 *Thaparia*. A l'exception d'une

Source : MNHN, Paris

sous-espèce de *Tachygonetria dentata*, espèce cosmopolite qui est représentée dans toutes les régions que nous avons étudiées, aucune de ces espèces n'existe chez les Tortues précédentes, et par contre, 4 d'entre elles (*Thaparia thapari*, *Tachygonetria dentata*, *T. macrolaimus* et *T. longicollis*) sont des sous-espèces de formes paléarctiques, morphologiquement très proches de celles-ci; en particulier le *Thaparia* a pris l'allure d'un *Tachygonetria* : queue du mâle sans ailes caudales et tronquée après la dernière paire de papilles caudales, spicule court, vulve située au milieu du corps et vagin court, alors que le *Thaparia* présent chez les Tortues de la région sèche était proche par sa morphologie de l'espèce malgache : queue du mâle munie d'ailes caudales, spicule très long, vulve postérieure et corrélativement vagin très long; la seule espèce qui ne soit pas une sous-espèce de forme paléarctique, *Tachygonetria microlaimus*, est très proche de *T. macrolaimus* et en dérive vraisemblablement.

Nous voyons donc qu'en 2 régions extrêmement proches, et chez des Tortues qui peuvent être de même espèce, nous trouvons 2 faunes complètement différentes.

La faune des *Testudo pardalis* du Swaziland dérive évidemment de la faune paléarctique puisqu'elle en présente une image appauvrie, et ceci nécessite une liaison directe et relativement récente entre les Tortues de ces 2 régions, liaison qui n'aurait pas atteint la région occidentale voisine.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Le milieu offert par le côlon des Herbivores, remarquable par son grand volume et par l'abondance des matières alimentaires disponibles, est colonisé par des Nématodes de différents groupes qui ont un cycle évolutif très simple et vivent dans la lumière de l'intestin, évitant ainsi les phénomènes immunitaires déterminés par les parasites qui attaquent la muqueuse.

On constate généralement une pullulation d'espèces très proches les unes des autres dont la coexistence pose des problèmes que nous avons cherché à analyser en choisissant pour sujet d'étude les Oxyures des Tortues herbivores.

Les Nématodes parasites du côlon des Tortues herbivores appartiennent essentiellement au *groupe des Oxyures.*

Ils émettent dans le milieu extérieur des œufs devenant très rapidement infestants; le cycle évolutif est donc particulièrement simple.

D'un point de vue systématique, l'étude de l'évolution des structures caudales nous conduit à considérer les Oxyures de Tortues herbivores comme un groupe hyperspécialisé constituant une lignée différente de celle des Oxyures de Reptiles carnivores. La faune des Tortues paléarctiques, caractérisée par une diversification du genre *Tachygonetria* est celle qui semble la plus évoluée.

En plus des Oxyures, les Tortues âgées sont habituellement parasitées par des Atractides qui sont des *Cosmocercoïdea* et non des *Oxyuroïdea.*

Leur biologie est très aberrante; nous admettons que le cycle évolutif normal avec dissémination des œufs dans la nature a disparu; il ne reste qu'un cycle endoxène, mal adapté à la conservation des formes infestantes dans le milieu extérieur, mais assurant une contamination massive de l'animal parasité. Dans la nature, les Tortues ne paraissent se contaminer qu'au moment de la maturité génitale quand elles entrent en contact étroit les unes avec les autres. Puis le parasitisme par Atractides devient rapidement prédominant, et se surajoute d'ailleurs simplement au parasitisme par les Oxyurides sans entraver le développement de ceux-ci. 2 espèces cependant, *Tachygonetria dentata* et *Mehdiella uncinata* sont éliminées électivement par les Atractides.

D'un point de vue systématique, les Atractides sont moins diversifiés que les Oxyurides; ici encore les formes paléarctiques paraissent plus évoluées.

C'est donc sur une Tortue paléarctique « normale » qu'est fondée essentiellement notre étude de la population.

Une Tortue paléarctique « normale » héberge 15 espèces (ou sous-espèces) différentes dont 13 appartiennent aux genres extrêmement voisins *Tachygonetria* et *Mehdiella*; certaines sous-espèces ne peuvent d'ailleurs être individualisées que par des méthodes statistiques. Nous observons des phénomènes de spéciation cladique, phénomènes observés généralement

Source : MNHN, Paris

chez des espèces de formation récente, alors que la nature des phénomènes de spéciation géographique dont nous parlerons plus loin, semble indiquer au contraire que la faune est très ancienne.

Tout se passe comme si, dans ce milieu très particulier, la pression de sélection était plus faible que dans les milieux habituels; des formes extrêmement proches les unes des autres, paraissent ne pas entrer en compétition brutale et cela semble permettre la conservation indéfinie d'un grand nombre de mutants.

Les 15 espèces sont représentées d'une manière très inégale. Chacune a une abondance relative bien définie, qui se retrouve à peu près constante chez toutes les Tortues en bon état physiologique; les espèces ne sont pas réparties dans le côlon d'une manière quelconque, mais la plupart montrent une préférence pour une région déterminée (1).

Sans aller peut-être aussi loin que SCHAD qui admet une niche parfaitement définie pour chaque espèce, nous pensons cependant qu'il existe entre les espèces des différences d'écologie, et que ce ne sont pas uniquement les hasards des contaminations qui conditionnent l'abondance des espèces, comme semble l'admettre implicitement DUBININA.

Nous pensons pouvoir individualiser au moins 2 biotopes différents, l'un central où les Oxyures vivent mélangés au bol fécal, et l'autre paramuqueux où ils vivent à proximité de la muqueuse sans cependant jamais pénétrer dans celle-ci. Schématiquement, les espèces du 1er biotope ont pour caractère commun une localisation plus antérieure, une grande abondance et une structure apicale peu spécialisée; au contraire, celles du biotope paramuqueux ont une localisation plus postérieure, une structure apicale plus spécialisée et une abondance moins forte, compensée semble-t-il par une plus grande résistance aux mauvaises conditions.

Le maintien des espèces peu abondantes dans l'équilibre général pourrait donc s'expliquer par le fait qu'elles résistent mieux pendant les périodes où les Tortues se trouvent à jeun.

La limitation du nombre total de spécimens ne semble être due finalement qu'au volume de l'organe parasité, de sorte que les populations que nous étudions semblent bien illustrer les lois qui ont été établies pour les animaux libres lorsque les espèces sont en équilibre et que le nombre total d'individus reste constant, lois définies par la formule de MAC ARTHUR. Nous pensons donc qu'il n'y a aucune différence fondamentale entre les équilibres réalisés, dans un biotope déterminé, par des animaux libres et par ceux que nous étudions.

---

(1) Des faits semblables sont signalés dans les populations de Protozoaires qui habitent le tube digestif de certains animaux : la panse ou le côlon des herbivores est ainsi parasité par des populations d'Infusoires composées de nombreuses espèces cohabitant dans un même hôte : FERBER par exemple (cité par Chullery) a dénombré chez l'agneau 19 espèces appartenant à 5 genres, dont 2 représentent à eux seuls 80 % de la masse totale de la population. ADAM (1951) a trouvé dans le côlon du Cheval 26 espèces qui montrent comme les espèces d'Oxyures de Tortues des différences de répartition spatiale : il existe 2 populations distinctes, certaines espèces étant caractéristiques du cæcum et des 2 premières parties du côlon, alors que les autres n'apparaissent après la courbure pelvienne et sont localisées dans la partie postérieure du côlon.

Les mêmes phénomènes s'observent dans les populations de Flagellés blatticoles et termiticoles : CLEVELAND, HALL, SANDERS et COLLIER (1934) signalent que la Blatte *Cryptocercus* héberge 13 genres et environ 25 espèces représentées en quantités très inégales, et dont certaines montrent une préférence pour la région antérieure du côlon; GRASSÉ (*in* Grassé, Traité de Zoologie, 1952) remarque que chez certains Calotermitidés, les formes les plus archaïques vivent côte à côte, dans la même panse rectale, avec les formes les plus évoluées.

La coexistence d'un grand nombre de formes voisines peut également se retrouver chez les Bactéries. J. VINCENT, R. NÉEL et L. LE MINOR signalent de nombreuses associations de sérotypes de Salmonelles chez les Tortues de Tanger.

Source : MNHN, Paris

Nous avons cherché á analyser les principales variations qui se produisent dans la population suivant différents facteurs : origine géographique et âge des Tortues, variations saisonnières, état physiologique des Tortues.

A l'intérieur de la région paléarctique, *les variations qui se produisent suivant l'origine géographique des Tortues* sont uniquement d'ordre morphologique : les Tortues provenant d'Iran, de la région transcaspienne, du Maroc, d'Algérie, d'Italie ont des faunes extrêmement proches; nous constatons cependant toute une série de vicarianees permettant souvent de différencier facilement la provenance du matériel; chaque vicariant paraît avoir exactement le même rôle dans l'équilibre de la faune.

L'équilibre varie suivant l'âge des Tortues : on sait que les Reptiles strictement herbivores à l'état adulte peuvent présenter quand ils sont très jeunes un régime en partie carnivore; il est intéressant à ce point de vue de constater que le seul Oxyure (*Alaeuris numidica*), figurant dans la faune paléarctique qui n'appartienne pas au groupe hyperspécialisé *Tachygonetria-Mehdiella* se rencontre précisément chez les Tortues jeunes.

Plus important est le phénomène de contamination par les Atractides qui survient lorsque les Tortues ont environ 10 ans; l'équilibre des Oxyures *sensu stricto* semble peu touché par l'envahissement par les Atractides; il existe cependant 2 espèces, *Tachygonetria dentata* et *Mehdiella uncinata* dont l'abondance est inversement proportionnelle á celle des Atractides et qui présentent un antagonisme très net avec ceux-ci.

Les variations suivant les saisons ont été analysées avant nous dans un beau travail de DUBININA sur les Tortues du Tadjikistan; cet auteur a observé un appauvrissement de la faune en hiver. Nous n'avons pas retrouvé nettement ce phénomène d'appauvrissement hivernal au Maroc et en Algérie; on observe en hiver chez certaines Tortues iraniennes un brusque déséquilibre de la faune en faveur de *Mehdiella microstoma*.

Nous avons signalé plus haut *les variations suivant l'état physiologique des Tortues*, la disette ou la maladie paraissant entraîner une véritable inversion dans l'abondance relative des espèces.

Dans la faune des Tortues malgaches, nous retrouvons les principaux traits qui caractérisent l'équilibre présenté par la faune des Tortues paléaretiques : grande abondance des individus, foisonnement d'espéces voisines, inégalité d'abondance entre les espèces.

Les 12 espéces malgaches peuvent se diviser en 2 catégories : 6 formes vicariantes de formes paléarctiques et 6 formes plus primitives non vicariantes.

Bien que les populations paléarctique et malgache possèdent les mêmes caractères principaux, plusieurs différences peuvent être relevées : l'ensemble de la population est plus primitif; les espèces se répartissent en un plus grand nombre de genres; les proportions des différentes espèces sont moins constantes, les espèces abondantes en particulier présentent une grande variabilité; il semble donc que nous puissions opposer au type d'équilibre paléarctique évolué et très stable, le type malgache plus primitif par sa composition en espèces et moins stable dans sa composition quantitative.

Une étude qualitative, mais non quantitative a été faite sur la faune des Tortues d'Afrique du Sud, région qui offre á quelques centaines de km de distance les 2 types d'équilibre primitif et évolué : nous découvrons

Source : MNHN, Paris

en effet dans la zone occidentale sèche une faune primitive dont l'équilibre a des analogies très nettes avec l'équilibre malgache, tandis que les Tortues de la région orientale humide ont des Oxyures qui ont les affinités les plus étroites avec les espèces paléarctiques.

Si nous comparons les différentes faunes étudiées et que nous cherchions à isoler les éléments qui nous paraissent les plus significatifs, nous constatons que (fig. 96) :

1° il existe peu d'espèces qui se retrouvent sous des formes vicariantes dans toutes ou presque toutes les régions étudiées; ce sont :

— l'espèce *Tachygonetria dentata*;
— les espèces du genre *Thaparia* : si l'œsophage et la structure apicale chez ces espèces conservent dans toutes les régions une grande constance, les formes paléarctiques ont pris dans l'aspect de la queue l'allure du genre typiquement paléarctique *Tachygonetria* et cette allure se retrouve dans la forme sud-africaine des régions orientales humides;
— les espèces du genre *Atractis* : celles-ci se retrouvent également dans toutes les régions à l'exception de la zone sud-africaine humide; il n'est peut-être pas sans intérêt de noter que 2 des formes les plus stables sont le couple *Atractis-Tachygonetria dentata* dont l'antagonisme électif permet de soupçonner une niche écologique identique.

Remarquons que les 3 formes citées ci-dessus se caractérisent par rapport aux autres par un œsophage assez court et épais.

2° les cas de vicariance sont beaucoup moins nombreux entre les faunes malgache et sud-africaine sèche (4 cas seulement) qu'entre les faunes malgache et paléarctique (7 cas). La ressemblance qui existe entre les faunes malgache et sud-africaine occidentale est plutôt une ressemblance dans l'équilibre : dans les 2 cas, nous avons relativement peu d'espèces du biotope central, il y a au contraire une grande diversification des formes primitives proches des Oxyures de Carnivores qui paraissent plus adaptées au biotope paramuqueux (bien qu'à Madagascar, *Thelandros pyxis* soit adapté avec plein succès au biotope central). Remarquons que d'un point de vue écologique, les Tortues malgaches proviennent du Sud de l'île, c'est-à-dire d'une région très sèche, comparable à la zone occidentale d'Afrique du Sud.

3° l'on observe dans la faune paléarctique un épanouissement des espèces du biotope central appartenant principalement au genre *Tachygonetria*; il est intéressant de remarquer que les 2 espèces qui sont en cours de spéciation, *T. longicollis* et *T. conica*, sont des espèces particulièrement abondantes du biotope central n'ayant précisément pas de vicariantes malgaches, et que l'on peut donc supposer être d'apparition récente. (Il est vrai que, dans la faune sud-africaine sèche, *Thelandros versterae*, espèce primitive proche des Oxyures de Carnivores, que l'on peut supposer être de formation ancienne, est également en voie de spéciation.)

4° la faune de la zone sud-africaine humide reflète une image appauvrie de la faune paléarctique, où, à côté de *Thaparia*, le genre *Tachygonetria* existe seul, et est représenté par des espèces à structure céphalique peu évoluée, typiques du biotope central.

Source : MNHN, Paris

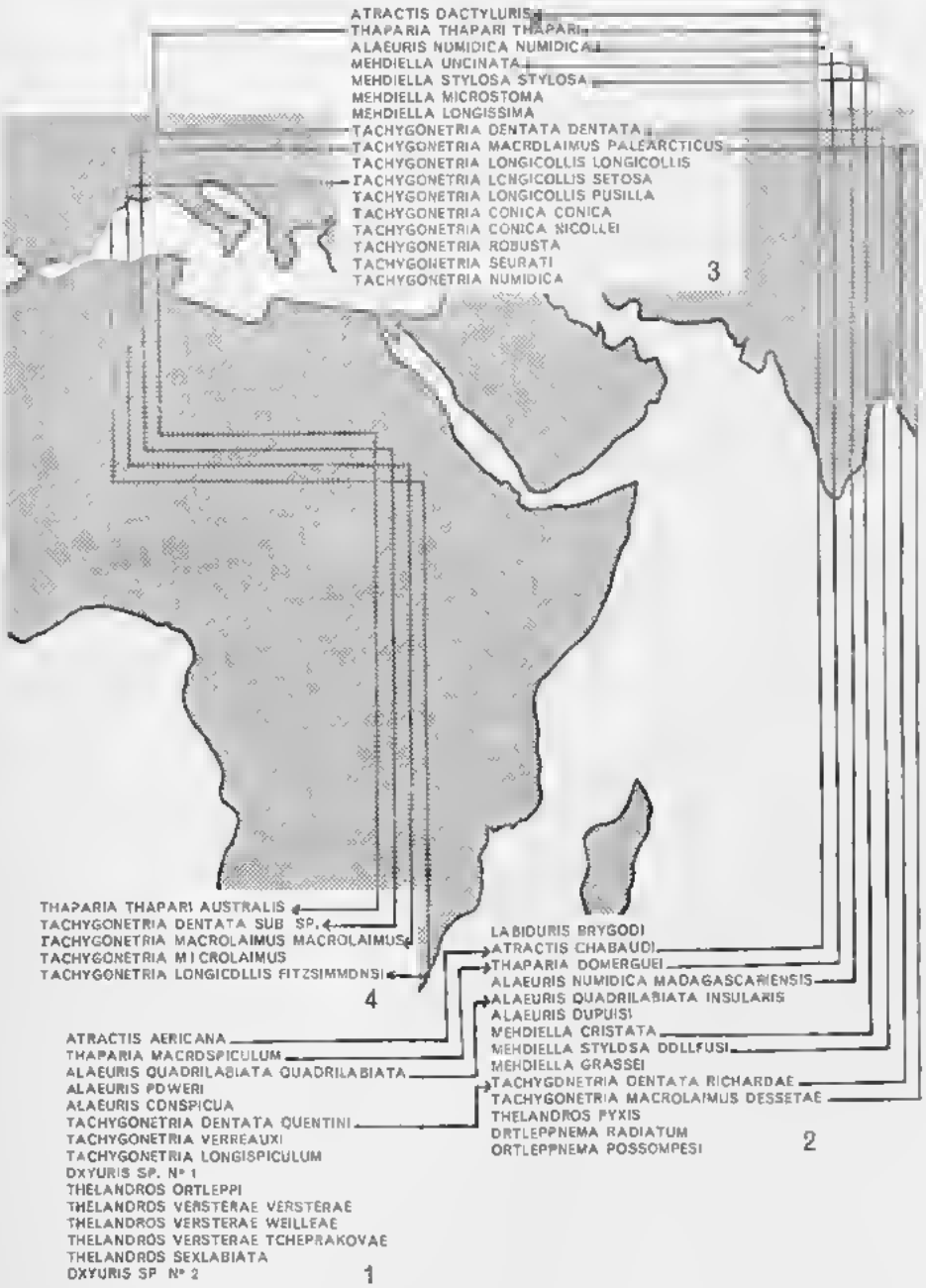


Fig. 96. — Tableau montrant les cas de vicariance entre les faunes de Nématodes des Tortues des différentes régions étudiées.

1. — Région sud-africaine sèche.
2. — Madagascar.
3. — Région paléarctique.
4. — Région sud-africaine orientale humide.

Nous voyons que :

1) les cas de vicariance sont plus nombreux entre les faunes malgache et sud-africaine sèche;

2) la faune de la zone sud-africaine humide représente une image appauvrie de la faune paléarctique.

Source : MNHN, Paris

Ces diverses considérations nous conduisent aux hypothèses suivantes sur l'évolution des faunes d'Oxyures des Tortues herbivores :

Ces faunes d'Oxyures semblent s'être diversifiées à partir de souches proches de celles des Oxyures d'Iguanidés en même temps que leurs hôtes, c'est-à-dire au paléocène; elles ont dû à cette époque avoir une très vaste distribution, mais les phénomènes de spéciation étant en pleine activité, on trouve actuellement des différences très importantes dans les faunes reliques; les faunes d'Afrique du Sud sèche et de Madagascar que nous interprétons comme des reliques se ressemblent donc beaucoup moins qu'on ne pourrait s'y attendre.

Ultérieurement, les phénomènes de spéciation semblent avoir perdu leur intensité, et les nombreuses vicariances entre les faunes paléarctique et malgache indiquent que beaucoup d'espèces n'ont presque pas évolué depuis la période d'isolement de Madagascar, donc depuis l'éocène ou l'oligocène.

La faune paléarctique est d'un type nettement plus évolué, les genres proches de ceux de Carnivores sont pratiquement éliminés sauf *Alaeuris numidica* qui ne persiste que chez les Tortues jeunes et c'est le genre *Tachygonetria* qui conquiert toutes les niches en se diversifiant.

L'extraordinaire analogie morphologique entre la faune d'Afrique du Sud humide et celle de la région paléarctique paraît impliquer entre les Tortues de ces régions une liaison directe et relativement récente. Nous constatons en tout cas, chez une même espèce de Tortue à quelques centaines de kilomètres de distance, l'existence de la faune la plus primitive et de la faune la plus évoluée parmi celles que nous ayons étudiées.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE - ÉTUDE TAXINOMIQUE

Les Nématodes qui parasitent le côlon des Tortues herbivores appartiennent à 2 groupes différents, les Oxyures et les Atractides.

Après avoir étudié les problèmes que posent ces Nématodes en taxinomie générale, nous passons en revue les différentes espèces rencontrées, puis nous cherchons à préciser sous quel aspect se présentent les phénomènes de spéciation dans ces groupes.

I. TAXINOMIE GÉNÉRALE

A. Atractides

Nous considérons les Atractides comme des Cosmocercides et non comme des Oxyures; à l'appui de cette opinion nous présentons une série évolutive continue de formes qui, aussi bien biologiquement que morphologiquement relient les Cosmocercides aux Atractides.

B. Oxyurides

Les structures céphaliques des Oxyurides permettent d'apprécier le caractère plus ou moins évolué de chaque espèce par les analogies plus ou moins grandes avec la structure à 6 lèvres des *Rhabditis* libres, mais les variations complexes de ces structures ne permettent pas une classification cohérente. En revanche, le mode de réduction de l'extrémité caudale des mâles semble permettre une nouvelle classification car l'évolution des phénomènes est différente chez des hôtes différents. Nous sommes ainsi conduite à isoler 3 lignées chez les Oxyures de poecilothermes, une primitive et synthétique groupant les parasites d'*Uromastix* et d'Iguanes, une deuxième peu spécialisée groupant les parasites de Carnivores, et une troisième plus évoluée groupant les parasites de Reptiles herbivores.

II. TAXINOMIE PARTICULIÈRE

Au cours de la revue analytique des espèces qui est effectuée, des nouveautés ou modifications taxinomiques sont proposées :

A. Atractides

— *Atractis chabaudi* n. sp., parasite de *Pyxis arachnoïdes*, diffère de *A. morinae* par la disposition des papilles caudales du mâle.

— *Atractis dactyluris* (Rud. 1819) n'est pas, comme on le croyait, une espèce cosmopolite. L'ornementation ventrale du mâle permet de différencier une sous-espèce particulière à chaque région :

— *Atractis d. dactyluris* algérienne,

— *Atractis d. ballazardi* n. sub. sp. iranienne,

— *Atractis d. dubininae* n. sub. sp. transcaspienne.

Source : MNHN, Paris

— *Atractis thapari* n. sp. (= *Atractis dactyluris* sensu Thapar 1925) diffère de *A. dactyluris* par sa queue très longue.

— Les synonymies admises pour *A. granulosa* (Railliet et Henry 1912) ne nous paraissent pas valides, *A. fasciolata* Gendre 1909 et *A. morinae* Baer 1936 diffèrent de *A. granulosa* par la longueur de leurs queues.

— Les espèces du genre *Atractis* peuvent se diviser en 2 groupes; le premier groupe comprend uniquement des parasites de Tortues terrestres qui paraissent s'être différenciés par suite de l'éloignement géographique de leurs hôtes; ils se distinguent les uns des autres principalement par la longueur de la pointe caudale; le raccourcissement de la queue, qui est un caractère évolué, atteint son maximum chez les espèces parasites de Tortues paléarctiques et africaines.

— *Orientatractis levanhoai*, n. g., n. sp., parasite de *Testudo elongata* est proche du genre *Atractis* par son œsophage divisé en 2 parties, mais s'en distingue par son extrémité apicale de structure complexe.

— *Labiduris brygooi* n. sp., parasite de *Pyxis arachnoïdes*, se reconnaît aisément par l'ornementation en forme de fourche à 5 branches de son pharynx.

— *Fitzsimmonsnema reptiliae* (Fitzsimmons 1958) n. g., n. comb., est un Atractide didelphe qui constitue un lien entre le genre *Raillietnema* (*Cosmocercidae*) et les Atractides.

— *Raillietnema bainae* n. sp., parasite de *Kinixys erosa* se distingue de *R. kinixys* par la longueur des spicules et la disposition des papilles cloacales.

B. Oxyurides

Ayant redécrit la plupart des espèces de la faune paléarctique dans 2 notes préliminaires, nous nous limitons pour ces espèces à quelques remarques accompagnant les planches de figures. Beaucoup d'espèces d'Afrique du Sud ont été décrites par Ortlepp, et nous nous bornons dans ce cas à la description des structures céphaliques. La faune malgache nécessite au contraire une description complète.

— *Archilhelandros* n. sub. g. de *Thelandros* est caractérisé par la présence d'ailes caudales. Il comprend *T. (A.) pyxis* n. sp., *T. (A.) ortleppi* n. sp., et 3 *Thelandros* indiens déjà décrits : *T. (A.) baylisi* Chatterji 1935, *T. A. himalayana* Karve 1949, *T. A. taylori* Chatterji 1935.

— *Thelandros (A.) pyxis* n. sp., parasite de Tortues malgaches, se différencie surtout par la forme des papilles cloacales; les 2 sous-espèces, *T. pyxis pyxis* et *T. pyxis dolichurus* diffèrent principalement par l'aspect de l'extrémité postérieure du mâle.

— *Thelandros (A.) ortleppi* n. sp., parasite de *Testudo tentoria verreauxi* est caractérisée par l'absence de membrane déchiquetée devant la lèvre supérieure du cloaque.

— *Thelandros (T.) versterae* n. sp. chez le même hôte que précédemment, est proche d'une espèce parasite d'un Iguane malgache et se divise comme celle-ci en plusieurs sous-espèces d'après la longueur de l'œsophage et la largeur de la tête : *T. (T.) versterae versterae, T. (T.) versterae weilleae, T. (T.) versterae lcheprakovae.*

Source : MNHN, Paris

— *Oxyuris sp.* n° 1, dont les femelles seules sont connues, est proche de l'espèce précédente.

— Description des structures céphaliques de *Thelandros (T.) sexlabiata* Ortlepp 1933.

— *Orlleppnema* n. g. est caractérisé par ses ailes caudales à bord libre rectiligne soutenu par les papilles caudales et les phasmides.

L'espèce-type *Orlleppnema possompesi* n. sp. et la 2e espèce *Orlleppnema radiatum* n. sp. sont proches et se distinguent surtout par les structures apicales et les queues des mâles.

— Le genre *Thaparia* Ortlepp 1933 est redéfini de manière à y inclure *Thaparia thapari* (Dubinina) n. comb.

— *Thaparia thapari australis* n. sub. sp. est une forme sud-africaine qui diffère de la forme type paléarctique par l'armature buccale.

— *Thaparia domerguei* n. sp., parasite de *Pyxis arachnoïdes* diffère de la forme la plus proche, *T. macrospiculum* Ortlepp, par l'allongement plus faible du vestibule chez la femelle et du spicule chez le mâle.

— Description des structures céphaliques de *Thaparia macrospiculum* Ortlepp.

— Nous distinguons un groupe d'espèces primitif présent à Madagascar et dans la région sèche de l'Afrique du Sud et aux Galapagos, et un groupe d'espèces évolué à allure de *Tachygonetria* représenté dans la région humide de l'Afrique du Sud et dans la région paléarctique.

— *Alaeuris numidica* (Seurat 1918) n. comb., *Alaeuris alaeuris* Thapar 1925 et *A. forcipiformis* Forstner 1960, nous paraissent tout au plus des sous-espèces de la forme décrite par Seurat; nous redonnons la description de cette espèce. *A. numidica madagascariensis* n. sub. sp. diffère surtout de la sous-espèce type par la taille du spicule.

— *Alaeuris dupuisi* n. sp., parasite des Tortues malgaches, diffère d'*A. numidica* par des ailes caudales beaucoup moins larges et une pointe caudale allongée.

— Description des structures céphaliques de *Alaeuris quadrilabiata quadrilabiata.*

— *Alaeuris quadrilabiata insularis* n. sub. sp., parasite des Tortues malgaches diffère de la forme type africaine par le spicule, la pointe caudale et la structure céphalique du mâle.

— Description des structures céphaliques d'*Alaeuris poweri* Ortlepp 1933 et d'*Alaeuris conspicua* Ortlepp 1933.

— *Mehdiella cristata* n. sp., parasite des Tortues malgaches, est caractérisée par la présence d'ailes latérales et par la longueur du cône génital qui la rapproche de certains *Thelandros.*

— Nous considérons comme synonyme ou au plus comme sous-espèce de *Mehdiella uncinata* (Drasche 1884), *Tachygonetria inflatocervix* Akthar 1937 et *Mehdiella inflata* Forstner 1960 et comme synonyme de *Mehdiella microstoma* (Drasche 1884), *Macracis papillosa* Forstner 1960.

— *Mehdiella longissima* n. sp., parasite de *Testudo horsfieldii* est proche de *Mehdiella microstoma* mais s'en distingue par son œsophage très court et la structure apicale de la femelle.

Source : MNHN, Paris

— *Mehdiella stylosa dollfusi* n. sub. sp., parasite des Tortues malgaches se distingue de la forme-type paléarctique par de légères différences dans la forme des languettes apicales et dans celle du spicule.

— *Mehdiella grassei* n. sp., parasite de *Testudo radiata* est proche de *M. stylosa*, mais s'en éloigne par la longueur de la queue et la forme du spicule.

— *Tachygonetria expansa* Rees 1935 paraît être synonyme de *Tachygonetria dentata; T. dentata quentini* n. sub. sp. sud-africaine est presque identique à la forme paléarctique, mais peut être reconnue par le corps de la femelle plus court et les papilles céphaliques de forme différente. *T. dentata richardae* n. sub. sp., à Madagascar, a un spicule plus long que les 2 sous-espèces précédentes.

— Redescription de *Tachygonetria macrolaimus macrolaimus* (Linstow 1899), d'après un matériel récolté chez l'hôte-type, *Testudo pardalis*; la forme paléarctique confondue jusqu'à maintenant avec la précédente est nommée *T. m. palearcticus; T. m. desselae* n. sub. sp. de Madagascar diffère des 2 précédentes par le spicule plus court et de forme plus simple.

— *Tachygonetria microlaimus*, qui avait été confondue par les auteurs précédents et par nous-même avec une espèce paléarctique, est redécrite d'après un matériel provenant de l'hôte-type *Testudo pardalis*.

— *Tachygonetria seurati* n. sp. désigne l'espèce paléarctique qui avait été attribuée par erreur à *T. microlaimus*.

— Des mesures statistiques permettent d'individualiser en Afrique du Nord 3 sous-espèces chez *Tachygonetria longicollis : T. l. longicollis* à queue courte, *T. l. pusilla* (Seurat) à queue longue, *T. l. setosa* (Seurat) à queue très courte; dans les autres régions paléarctiques, on retrouve le même phénomène de sous-espèces statistiquement séparables par la longueur de la queue, mais ces sous-espèces présentent en plus avec les sous-espèces nord-africaines des différences dues aux vicariances géographiques; *T. l. fitzsimmonsi*, n. sub. sp. sud-africaine est de plus grande taille et a un œsophage plus court que les sous-espèces paléarctiques.

— Pour *Tachygonetria conica*, nous ajoutons à la liste des synonymes établie dans notre travail préliminaire *T. stylosa* ♂ sensu Thapar 1925 et *T. lobata* Dubinina 1949. Il peut exister chez une même Tortue 2 sous-espèces : *T. c. conica* à tête large et *T. c. nicollei* (Seurat) à tête fine.

— *Oxyuris lata* Forstner 1960 est ajouté à la liste des synonymes de *Tachygonetria robusta*.

— *Tachygonetria verreauxi* n. sp. parasite de *Testudo tentoria verreauxi* se distingue de *T. longicollis setosa* par l'aspect de l'extrémité antérieure de l'œsophage.

— *Tachygonetria longispiculum* n. sp., du même hôte, est connu seulement par le mâle et se caractérise par son spicule très long.

— *Oxyuris sp.* n° 2 correspond à des femelles parasites de *Testudo tentoria verreauxi* rappelant les femelles de *Mehdiella longissima*.

Source : MNHN, Paris

III. PHÉNOMÈNES DE SPÉCIATION

Nous constatons 2 types de phénomènes de spéciation :

a) des phénomènes de spéciation géographique qui sont très faibles pour certaines espèces appartenant pourtant à des régions très éloignées, ce qui indique que les principaux caractères de ces espèces étaient fixés avant la séparation des régions et donc que la faune est très ancienne;

b) des phénomènes de spéciation cladique que l'on observe généralement chez des espèces de formation récente.

Tout se passe comme si, dans ce milieu particulier, la conservation indéfinie d'un grand nombre de mutants très proches les uns des autres était possible.

DEUXIÈME PARTIE - ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Une étude quantitative sur l'abondance relative des espèces est effectuée chez les Tortues suivantes : 27 Tortues paléarctiques (4 *Testudo g. graeca* marocaines, 5 *Testudo g. graeca* algériennes, 2 *Testudo g. graeca* d'origine inconnue, 10 *Testudo g. zarudnyi* iraniennes, 2 *Testudo hermanni* romaines, 4 *Testudo horsfieldii* d'origine inconnue) et 7 Tortues malgaches (3 *Testudo radiata*, 4 *Pyxis arachnoïdes*).

Nous étudions, à partir de données uniquement qualitatives, 2 types de populations rencontrées chez les Tortues sud-africaines.

Équilibre des espèces chez les Tortues paléarctiques

Le nombre de Nématodes d'une Tortue en bon état physiologique varie de 5.000 à 200.000.

15 espèces (ou sous-espèces) d'Oxyures très voisines les unes des autres peuvent se rencontrer chez une même Tortue.

Chez les Tortues âgées, il s'y ajoute une espèce de la famille des *Atractidae*.

Si la plupart des espèces se retrouvent chez toutes les Tortues, elles sont représentées d'une manière très inégale et les quantités relatives des différentes espèces se retrouvent plus ou moins constantes chez toutes les Tortues :

4 espèces sont abondantes : *Tachygonetria longicollis*, *T. conica*, *T. macrolaimus* et *T. dentata*.

4 espèces sont peu abondantes : *Mehdiella microstoma*, *M. uncinula*, *M. stylosa*, et *Tachygonetria robusta*.

5 espèces sont toujours en très faible quantité : *Thaparia thapari*, *Alaeuris numidica*, *Tachygonetria numidica*, *T. seurati* et *Mehdiella longissima*.

Variations de l'équilibre suivant différents facteurs

1° *L'âge de l'hôte - cas particulier d'Atractis.*

Alaeuris numidica n'a jamais été trouvé chez des Tortues jeunes.

Mehdiella microstoma d'après Dubinina, est la seule espèce présente chez les Tortues âgées d'un an.

Source : MNHN, Paris

Atractis dactyluris ne contamine que les Tortues âgées et donne lieu à un parasitisme d'un type très particulier. L'ensemble de nos observations nous conduit à formuler les hypothèses suivantes sur son cycle évolutif : le cycle ovipare normal a disparu, il ne reste qu'un cycle endoxène; les larves pondues au 3e stade se développent directement dans l'intestin de l'hôte. La multiplication s'effectue donc suivant une progression géométrique, ce qui assure une contamination massive; en revanche, il n'y a plus de stades infestants adaptés à une longue conservation dans le milieu extérieur; la contamination d'hôtes neufs est difficile. Dans la nature, les Tortues ne paraissent se contaminer qu'à un âge d'environ 12 ans, au moment de la maturité génitale quand elles entrent en contact étroit les unes avec les autres, puis le parasitisme par Atractides devient dominant et atteint un plateau de l'ordre de 200.000 individus, à l'âge de 20 ans, au moment où le nombre des Atractides éliminés compense à peu près celui qui est fourni par la reproduction.

Ce parasitisme par Atractides n'entrave pas le parasitisme par Oxyures, sauf pour 2 espèces, *Tachygonetria dentata* et *Mehdiella uncinata* qui sont électivement éliminées.

2° *Origine géographique de l'hôte.*

Au point de vue quantitatif, la plupart des espèces sont présentes dans toutes les régions et se retrouvent dans les mêmes quantités relatives; ceci reste vrai lorsqu'il s'agit de formes vicariantes. Quelques espèces n'existent que dans une seule région, mais elles sont peu abondantes et ne modifient pas l'équilibre global.

3° *Les saisons.*

Le cas des Tortues subissant un hiver très rigoureux a été étudié par Dubinina; nous retrouvons des variations importantes chez les Tortues iraniennes, mais nos constatations sont peu nettes chez les Tortues algériennes et marocaines.

4° *L'état physiologique des Tortues.*

L'ordre d'abondance des différentes espèces d'Oxyures est complètement modifié et presque inversé chez les Tortues malades. Des espèces normalement peu abondantes sont vraisemblablement moins dépendantes de la constitution du bol alimentaire normal et paraissent être favorisées en cas de mauvaise condition physiologique. Ceci pourrait être un élément contribuant à la conservation des espèces peu abondantes.

Répartition spatiale des espèces dans le côlon

Les espèces ne sont pas réparties de façon homogène à l'intérieur du côlon. Certaines sont plus abondamment représentées dans la région antérieure que dans la région postérieure (et inversement); certaines sont plus abondantes dans la région qui avoisine la muqueuse que dans la région axiale.

Nous cherchons donc à préciser la répartition longitudinale de chaque espèce, et utilisons les documents fournis par Schad en ce qui concerne la répartition radiale.

Source : MNHN, Paris

Il apparaît que le type de structure buccale peut laisser prévoir dans une certaine mesure le type de répartition spatiale de l'espèce considérée, et l'on peut ainsi schématiquement individualiser 2 biotopes auxquels correspondent 2 catégories d'espèces.

a) les espèces du bol alimentaire ayant habituellement l'ensemble des caractères suivants :

— pas de préférence marquée pour la région périphérique;
— pas de préférence marquée pour le côlon postérieur;
— abondantes;
— à structure céphalique primitive;

b) les espèces du biotope paramuqueux, ayant habituellement les caractères inverses de ceux qui sont énumérés ci-dessus.

Une rapide revue analytique des espèces cherche ensuite à préciser les caractères morphologiques et écologiques particuliers à chacune d'elles.

Étude quantitative de l'abondance relative des espèces

Chez une Tortue « normale », puis chez une Tortue atypique, nous cherchons à voir dans quelle mesure les chiffres observés dans l'abondance de chaque espèce coïncident avec les chiffres théoriques donnés par la formule de Mac Arthur. Celle-ci a été employée précédemment par plusieurs auteurs pour des populations d'animaux libres; les résultats obtenus sont excellents à condition d'admettre l'existence de 2 biotopes, et de plusieurs sous-espèces.

Les équilibres entre espèces paraissent très comparables chez les animaux libres et chez les Oxyures, mais peut-être les auteurs qui emploient cette formule attachent-ils trop d'importance à leur modèle théorique, et les conclusions qu'ils en tirent nous paraissent parfois discutables.

En conclusion, nous pensons avec Schad qu'il existe entre les espèces des différences écologiques qui tiennent une place très importante dans l'établissement de l'équilibre de la population, mais il semble que l'ordre d'infestation des espèces joue également un rôle dans la constitution de la population.

Équilibre des espèces chez les Tortues malgaches

Les Oxyures malgaches se divisent en 2 catégories : 6 espèces vicariantes morphologiques et biologiques d'espèces paléarctiques, et 5 espèces non vicariantes.

L'équilibre de la population a de nombreux éléments communs avec celui des Tortues paléarctiques : grande abondance des individus, foisonnement d'espèces voisines, inégalité d'abondance entre les espèces.

Il est possible également d'individualiser 2 biotopes : central et paramuqueux.

Malgré toutes ces analogies, la faune malgache diffère de la paléarctique par plusieurs éléments :

— l'ensemble de la population est plus primitif,
— les espèces se répartissent en un plus grand nombre de genres,

Source : MNHN, Paris

— les proportions dans l'abondance des différentes espèces sont moins constantes.

Il semble que l'on puisse opposer au type d'équilibre paléarctique évolué et très stable un type malgache plus primitif.

Les populations des Tortues sud-africaines

2 types de faunes très différents sont rencontrés :

En région occidentale sèche, une faune constituée d'espèces bien particulières, pauvre en formes vicariantes, et qui, sans ressembler à la faune malgache, a cependant un type d'équilibre comparable.

En région orientale humide, et parfois chez la même espèce de Tortue que précédemment, une faune très pauvre en espèces, constituée de formes à peine différenciables de leurs vicariantes paléarctiques.

CONCLUSIONS

Nous formulons dans les conclusions quelques hypothèses concernant l'évolution des faunes de Nématodes des *Testudinidae* : elles semblent s'être diversifiées en même temps que leurs hôtes (paléocène) et avoir eu une très vaste répartition. Les phénomènes de spéciation étant à cette époque en pleine activité, on trouve actuellement des différences très importantes dans les faunes reliques (Afrique du Sud séche et Madagascar).

Ultérieurement, les phénomènes de spéciation semblent avoir perdu leur intensité, il y a donc de nombreuses vicariances entre les faunes malgache et paléarctique, bien que la faune paléarctique soit d'un type beaucoup plus évolué; les genres proches de ceux de Carnivores sont pratiquement éliminés et c'est le genre *Tachygonetria* qui se diversifie.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ADAM (K.M.G.), 1951. — The quantity and distribution of the ciliate Protozoa in the large intestine of the horse. *Parasit*, **41**, 301-311.

AKHTAR (S. A.), 1937. — Report on some Nematode parasites of Kabul, with descriptions of new species. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **6**, sect. B, 263-273.

BAER (J. G.), 1936. — Une nouvelle espèce d'Oxyure, *Atractis morinae* n. sp., chez une Tortue africaine. *Rev. di Parassitologia*, **2**, 277-281.

BAYLIS (H. A.), 1923. — Report on a collection of parasitic Nematodes, mainly from Egypt. II. Oxyuridae. *Parasit.*, **15**, 14-23.

BAYLIS (H. A.), 1936. — *The fauna of British India. Nematoda, vol. I (Ascaroidea and Strongyloidea).* XXXVI + 408 pp. Edit. Taylor & Francis, Londres.

BAYLIS (H. A.) et DAUBNEY (R.), 1922. — Report on the parasitic Nematodes in the collection of the Zoological survey of India. *Mem. Indian Museum*, **7**, 263-347.

BERENGUER (G. J.), 1945. — *Atractis emilii* n. sp. *Rev. Iberica Parasit., Tomo Extraordinario*, 276-284.

BERENGUER (G. J.), 1947. — Revision de la familia Atractidae Travassos 1920, con descripcion de dos nuevas especies. *Rev. Iberica Parasit.*, **7**, 1-90.

BOECKER (H.), 1953. — Die Entwicklung des Kaninchenoxyuren *Passalurus ambiguus*. *Zeitsch. f. Parasit.*, **15**, 491-518.

BONSDORFF (B. von), 1956. — *Diphyllobothrium latum* as a cause of pernicious anemia. *Exp. Parasit.*, **5**, 207-230.

BORROR (A. C.), 1963. — Morphology and ecology of the benthic ciliated protozoa of Alligator Harbor, Florida. *Arch. Protistenk.*, **106**, 465-534.

BRENES (R. R.) et BRAVO-HOLLIS (M.), 1960. — Helmintos de la Republica de Costa Rica. IX. Nematoda 3. Algunos Nematodes de Reptiles, con descripcion de dos nuevas especies : *Atractis caballeroi* n. sp. y *Cyrtosomum longicaudatum* n. sp. *Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero y Caballero*, 451-464.

CABALLERO y C. (E.), 1944. — Nematodos de los Reptiles de Mexico. IX. Descripcion de *Atractis impura* n. sp. y concideraciones acerca de las especies conocidas que parasitan a los Reptiles. *An. Inst. Biol., Mexico*, **15**, 79-86.

CABALLERO y C. (E), 1944 *b*. — Nematodos de los Reptiles de Mexico. X. Un representante del genere *Tachygonetria* Wedl 1862 en una tortuga terrestra del Valle de Mexico. *An. Inst. Biol.*, Mexico, **15**, 379-382.

CAULLERY (M.), 1950. — Le parasitisme et la symbiose. Deuxième édition, Doin et Cie, éd. Paris.

CHABAUD (A. G.), 1956. — Remarques sur les Nématodes parasites du cæcum des Éléphants, milieu très préservé des phénomènes de sélection. *C. R. Acad. Sc.*, **243**, 436-439.

CHABAUD (A. G.), 1957. — Sur la systématique des Nématodes du sous-ordre *Ascaridina* parasites de Vertébrés. *Bull. Soc. Zool. France*, **82**, 243-253.

Source : MNHN, Paris

Chabaud (A. G.) et Brygoo (E. R.), 1958. — Description et cycle évolutif d'*Aplectana courdurieri* n. sp. (Nematoda, Cosmocercidae). *Mém. Inst. Sc. Madagascar*, sér. A, **12**, 159-176.

Chabaud (A. G.) et Brygoo (E. R.), 1962. — Nématodes parasites de Caméléons malgaches. Deuxième note. *An. Parasit.*, **37**, 569-602.

Chabaud (A. G.) et Golvan (Y. J.), 1957. — Nématodes parasites de Lézards de la forêt de Nefifik. *Arch. Inst. Pasteur Maroc*, **5**, 447-469.

Chabaud (A. G.), Golvan (Y. J.), et Brygoo (E. R.), 1965. — *Gynopoecilia pseudovipara*, n. gen., et cycles endoxènes chez les Nématodes zoo-parasites. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 4602-4604.

Chabaud (A. G.) et Petter (A. J.), 1960. — Sur les Nématodes Atractides. *Libro Homenaje al Doctor Eduardo Caballero y Caballero*. Mexico, D. F., 465-470.

Chitwood (B. G.), 1937. — A revised classification of the Nematoda. *Rabot. Gel'mint. (Skrjabin)*, 69-80; addenda, p. 795.

Chitwood (B. G.) et Chitwood (M. B.), 1950. — *An introduction to Nematology*. Sect. I. Anatomy, 213 pp., Baltimore, N. Y.

Cleveland (L. R.), Hall (S. R.), Sanders (E. P.) et Collier (J.), 1934. — The woodfeeding Roach *Cryptocercus*, its Protozoa and the symbiosis between Protozoa and Roach. *Mem. Amer. Acad. Arts and Sc.*, **17**, 185-342.

Crombie (A. C.), 1945. — On competition between different species of gramnivorous insects. *Proc. Roy. Soc.*, **132**, 362-395.

Desportes (C.) et Lepesme (P.), 1941. — Remarqnes sur la morphologie de *Subulura distans* (Rud. 1809), (Nematoda Subulurldae), découvert chez un Mandrill (Papio sphinx L.) *Bull. Soc. Zool. France*, **66**, 197-207.

Diesing (K. M.), 1851. — *Systema Helminthum*, **2**, 588 pp., Berlin.

Dobrovolny (C. G.) et Ackert (J. E.), 1934. — The life history of *Leidynema appendiculatum* (Leidy), a Nematode of Cockroaches. *Parasit.*, **26**, 468-480.

Dosse (G.), 1942. — Beiträge zur morphologischen und histologischen Untersuchung parasitischer Nematoden. *Zeitsch. f. Parasit.*, **12**, 451-478.

Drasche (R.), 1884. — Nematoden aus *Testudo graeca*. *Verhandl. d. k. k. Zool. bot. Gesellsch. Wien*, **33**, 325-330.

Dubinina (M. H.), 1947. — Geographitcheskoïe rasprostranenie Oxyuridea tcherepach roda Testudo. *Dokladi Akademii Nauk S. S. S. R.*, **58**, 1247-1250.

Dubinina (M. H.), 1949. — Ekologitcheskoïe issledovanie parasitofauni stepnoi tcherepachi (*Testudo horsfieldi* Gray) Tadjikistana. *Parasit. sb. Zool. inst. AN S. S. S. R.*, **11**, 61-97.

Dyk (V.) et Dykova (S.), 1956. — Hlistice nalezene dovezenych zelvach reckych (*Testudo graeca* L.). *Ceskoslovenska Parasitologie*, **3**, 43-48.

Fitzsimmons (W. M.), 1958. — On *Probstmayria reptiliae* n. sp., from *Homopus femoralis* and some notes on the genus *Probstmayria*. *J. Helm.*, **32**, 211-218.

Fitzsimmons (W. M.), 1961. — Redescription of *Labiduris africana* Gedoelst 1916 with new Host Records and a summary of our present knowledge of the genus *Labiduris* Schneider 1866. *J. Helm.*, **35**, 91-100.

Source : MNHN, Paris

FITZSIMMONS (W. M.), 1964. — On *Raillietnema kinixys* n. sp. (Cosmocercidae : Nematoda) from *Kinixys belliana* (Gray). *J. Helm.*, **38**, 213-218.

FORSTNER (M. J.), 1960. — Ein Beitrag zur Kenntnis parasitischer Nematoden aus griechischen Landschildkröten. *Zeitsch. f. Parasit.*, **20**, 1-22.

TEIXEIRA DE FREITAS (J. F.), 1957. — Sôbre os gêneros *Thelandros* Wedl 1862 e *Parapharyngodon* Chatterji 1933, com descricão de *Parapharyngodon alvarengai* sp. n. (Nematoda, Oxyuroidea). *Mem. Inst. Osw. Cruz*, **55**, 21-45.

GAUSE (G. F.), 1934. — *The struggle for Existence*. IX + 163 pp. Baltimore.

GAUSE (G. F.) et WITT (A. A.), 1935. — Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. 108-121, *in W. E. Hazen : Readings in Population and Community Ecology*, 1964.

GEDOELST (L.), 1916. — Notes sur la faune parasitaire du Congo Belge. *Rev. Zool. Africaine*, Bruxelles, **1**, 1-90.

GENDRE (E.), 1909. — Notes d'Helminthologie africaine. Première note. *Soc. Linn. Bordeaux*, **63**, 29-33.

GONCALVES DA COSTA (S. C.), 1961. — Nota prévia sôbre um novo nematodeo do gênero *Labiduris* Schneider 1866 (Atractoidea). *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro*, **5**, 17-19.

GRASSÉ (P. P.), 1952. — Traité de Zoologie, Tome I, Premier fascicule. Masson et Cie, éd., Paris.

HAIRSTON (N. G.), 1959. — Species abundance and community organization. *Ecology*, **40**, 404-416.

HALLEZ (P.), 1886. — Anatomie de l'*Atractis dactylura* (Duj.). *Mém. Soc. d. Sc. Lille*, sér. 4, **15**, 120.

HARWOOD (P. D.), 1932. — The Helminths parasitic in the Amphibia and Reptilia of Houston, Texas, and vicinity *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **81**, 1-67.

HUTCHINSON (G. E.), 1958. — Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, **22**, 415-427.

INGLIS (W. G.) et DIAZ-UNGRIA (C.), 1963. — Sobre genero *Labiduris* (Ascaridata; Kathlaniidae) con una discusion sobre el desarrollo de la cabeza. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Natur.*, **25**, 106, 126-154.

INGLIS (W. G.), DIAZ-UNGRIA (C.) et COLES (J. W.), 1960. — Nematodes de Venezuela, IV. Nematodes parasitos de Vertebrados venezolanos, II. El genero *Ozolaimus* (Oxyuridae : Pharyngodoninae). *Acta biol. venezuelica*, **3**, 1-24.

KHALIL (M.), 1932. — Parasites from Liberia and French Guinea, first part : Nematoda. *Zeitsch. f. Parasit.*, **4**, 431-458.

KING (C. E.), 1962. — Some aspects of the ecology of psammolittoral nematodes in the northeastern Gulf of Mexico. *Ecology*, **43**, 515-523.

KING (C. E.), 1964. — Relative abundance of species and Mac Arthur's Model. *Ecology*, **45**, 716-727.

KOHN (A. J.), 1959. — The ecology of *Conus* in Hawaii. *Ecol. Mono.*, **29**, 47-90.

KOHN (A. J.), 1960. — Ecological notes on *Conus* (Mollusca : Gastropoda) in the Trincomalee region of Ceylon. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 13, **2**, 309-320.

Source : MNHN, Paris

LACK (D.), 1949. — The significance of ecological isolation. 299-308, *in G. L. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson : Genetics, paleontology and evolution.*

LEIDY (J.), 1856. — A synopsis of Entozoa and some of their Ectocongeners observed by the Author. *Proc. Acad. Nat. Sc., Phila.*, **8**, 42-58.

LEIDY (J.), 1891. — Notices of Entozoa. *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.*, **42**, 3 s. v. 20, 410-418.

LINSTOW (O. von), 1899 *a*. — *Oxyuris paronai* n. sp. und *Cheiracanthus hispidus*. *Fedt. Arch. Naturgesch.*, Jg. 59, **1**, 201-208.

LINSTOW (O. von), 1899 *b*. — Nematoden aus der Berliner Zoologischen Sammlung. *Mitt. aus d. Zool. Samml. d. Mus. Natur.* Berlin, **1**, 3-28.

LINSTOW (O. von), 1902. — *Atractis cruciata* und *Oxyuris monhysiera*, zwei neue Nematoden aus *Metopoceros cornulus*. *Zentralbl. Bakter.*, Orig., **31**, 28-32.

LINSTOW (O. von), 1910. — *Atractis perarmata* n. sp. *Zentralbl. Bakter.*, Orig., **53**, 516-518.

LLOYD (M.) et GHELARDI (R. J.), 1964. — A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. Animal Ecol.*, **33**, 217-225.

MAC ARTHUR (R. H.), 1957. — On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **43**, 293-295.

MAC ARTHUR (R. H.), 1960. — On the relative abundance of species. *The American Naturalist*, **44**, 874, 25-36.

MACE (M.), 1887. — L'hétérogamie de l'*Ascaris dactyluris*. *C. R. Acad. Sc.*, **104**, 306-308.

MAYR (E.), LINSLEY (E. G.) et USINGER (R. L.), 1953. — *Methods and principles of systematic Zoology*, vii + 336 pp. New York, Toronto, London-Mc Graw-Hill Book Company.

NYBERG (W.), 1958. — The uptake and distribution of Co 60 labelled vitamin B 12 by the fish tapeworm « *Diphyllobothrium latum* ». *Exp. Parasit.*, **7**, 178-190.

ORIANS (G. H.) et KING (C. E.), 1964. — Shell selection and invasion rates of some Pacific hermit crabs. *Pac. Sci.*, **18**, 297-306.

ORTLEPP (R. J.), 1933. — On some South African Reptilian Oxyurids. *Onderstepoort J. Vet. Sci.*, **1**, 99-114.

PAULIAN (R.), 1961. — *La zoogéographie de Madagascar et des Iles voisines*. 483 pp., Faune de Madagascar, XIII. Pub. Inst. Rech. Sci. Tananarive.

PEREZ-VIGUERAZ (I.), 1935. — Sobre la validez de la especie *Atractis cruciata* Linstow 1902. *Rev. Parasit. Clinica y Laboratorio*, **1**, 188-190.

PETTER (A. J.), 1959. — Deux nouveaux genres de Nématodes Atractides parasites du Daman des rochers *Procavia ruficeps* (Ehrenberg). *Bull. Soc. Zool. France*, **84**, 195-204.

PETTER (A. J.),1961. — Redescription et analyse critique de quelques espèces d'Oxyures de la Tortue grecque (*Testudo graeca* L.). Diversité des structures céphaliques. *An. Parasit.*, **36**, 648-671.

PETTER (A. J.), 1962. — Redescription et analyse critique de quelques espèces d'Oxyures de la Tortue grecque (*Testudo graeca* L.). Diversité des structures céphaliques (II). *An. Parasit.*, **37**, 140-152.

Source : MNHN, Paris

PETTER (A. J.), 1963 *a*. — Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du côlon des Tortues terrestres. *C. R. Acad. Sc.*, **257**, 2152-2154.

PETTER (A. J.), 1963 *b*. — Équilibre des espèces et phénomènes de vicariance dans les populations de Nématodes parasites du côlon des Tortues terrestres. *C. R. Acad. Sc.*, **257**, 4016-4018.

RAILLIET (A.) et HENRY (A.), 1912. — Quelques Nématodes parasites de Reptiles. *Bull. Soc. Path. Exot.*, **5**, 251-259.

RAILLIET (A.) et HENRY (A.), 1916. — Sur les Oxyurides. *C. R. Soc. Biol.*, **79**, 113-115.

REES (F. G.), 1935. — Two new species of *Tachygonetria* from the Indian tortoise, *Testudo horsfieldi* Gray. *Proc. Zool. Soc. London*, **3**, 599-603.

RICHARDS (S. W.), 1963. — The demersal fish population of Long Island Sound. I. Species composition and relative abundance in two localities, 1956-1957. *Bull. Bingham Oceanographic*, collection 18, 5-31.

RUDOLPHI (C. A.), 1819. — *Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex* et *indices locupletissimi*, x + 811 pp. Berolini.

RYSAVY (B.), 1958. — Doplnek k poznani hlistic (Nematoda) dovezenych zelv reckych (*Testudo graeca* L.). *Ceskoslovenska parasitologie*, **5**, 178-183.

SARMIENTO (L.), 1959. — Description of *Paratractis hystrix* (Diesing 1851) gen. nov. (Nematoda : Atractidae) from *Podocnemis dumeriliana*. *J. Parasit.*, **45**, 65-68.

SCHAD (G. A.), 1962. — Gause's hypothesis in relation to the oxyurold populations of *Testudo graeca*. *J. Parasit.*, **48**, section 2 (supplément), 36-37.

SCHAD (G. A.), 1963 *a*. — The ecology of co-occuring congeneric pinworms in the Tortoise, *Testudo graeca*. *Proc. of the XVIth International Congress of Zoology. Washington*, 20-27 August 1963, volume 1, p. 223.

SCHAD (G. A.), 1963 *b*. — Niche diversification in a parasitic species flock. *Nature*, **198**, 404-406.

SCHAD (G. A.), KNOWLES (R.) et MEEROVITCH (E.), 1964. — The occurrence of *Lampropedia* in the intestines of some Reptiles and Nematodes. *Canad. J. Microbiol.*, **10**, 801-804.

SCHAD (G. A.), KUNTZ (R. E.) et WELLS (W. H.), 1960. — Nematode parasites from Turkish Vertebrates. An annotated list. *Canad. J. Zool.*, **38**, 949-963.

SCHNEIDER (A.), 1866. — *Monographie der Nematoden*. XIII + 357 pp. Berlin.

SEURAT (L. G.), 1913. — Sur un cas de Poecilogonie chez un Oxyure. *C. R. Soc. Biol.*, **74**, 1089-1092.

SEURAT (L. G.), 1918. — Contribution à l'étude de la faune parasitaire de la Tunisie. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **10**, 243-275.

SEURAT (L. G.), 1920. — *Histoire Naturelle des Nématodes de la Berbérie*. vi + 221 pp. Alger.

SKRJABIN (K. I.) et SCHIKHOBALOVA (N. P.), 1960. — Reconstruction de la classification des Nématodes du Sous-Ordre Oxyurata Skrjabin 1923. *Trudi Gelmint. Lab.*, **5**, 5-8.

Source : MNHN, Paris

SKRJABIN (K. I.), SCHIKHOBALOVA (N. P.) et LAOODOVSKAJA (E.A.), 1960. — *Osnovii Nemalodologii*. Tom. VIII. Oxyurati jivotnix i tcheloveka. 577 pp. Edit. : Acad. Sc. U. R. S. S. Moscou.

STOSSICH (M.), 1898. — Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini. *Progr. Civ. Scuola R. Super.* 162 pp. Trieste.

THAPAR (G. S.), 1925. — Studies on the Oxyurid Parasites of Reptiles. *J. Helm.*, **3**, 83-150.

TODD (A. C.), 1944. — On the development and hatching of the eggs of *Hammerslumidliella diesingi* and *Leidynema appendiculatum*, Nematodes of Roaches. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, **63**, 54-67.

TRAVASSOS (L.), 1920. — Esboço de uma chave general dos nematodeos parasitos. *Rev. Vet. e Zootech.*, Rio de Janeiro, **10**, 59-70.

TRAVASSOS (L.), 1927. — *Schrankia brasili*. Oxyuroidea de Batrachio. *Bol. Biol.*, **9**, 147-152.

TRAVASSOS (L.), 1934. — *Atractis trematophila* n. sp., nematodeo parasito do ceco de um trematodeo Paramphistomoidea. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, **28**, 267-269.

TURNER (F. B.), 1961. — The relative abundance of snake species. *Ecology*, **42**, 600-602.

VINCENT (J.), NEEL (R.) et LE MINOR (L.), 1960. — Les *Salmonella* des tortues. Contribution à l'étude des Salmonella du Maroc. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **37**, 187-194.

WALTON (A. C.), 1927. — A revision of the Nematodes of the Leidy collection. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, **79**, 49-63.

WALTON (A. C.), 1933. — The Nematoda as parasites of Amphibia. *J. Parasit.*, **20**, 1-32.

WALTON (A. C.), 1942. — Some Oxyurids from a Galapagos tortoise. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, **9**, 1-17.

WEDL (K.), 1861-1862. — Zur Helminthenfauna Aegyptens. *Sitzungsber. Math. Naturw. Cl. k. Akad. Wiss. Wien*, **44**, 225-463, 463-482.

WERMUTH (H.) et MERTENS (R.), 1961. — *Schildkröten Krokodile. Brückenechsen*. XV + 422 pp. Edit. Gustav Fischer. Iéna.

WILLIAMS (C. B.), 1964. — *Patterns in the balance of Nature*. VII + 324 pp. Edit. Acad. Press. London and New York.

YAMAGUTI (S.), 1961. — *Systema Helminthum*. Vol. III. The Nematodes of Vertebrates Part I et II, 1261 pp. Edit. Interscience Publishers.

YORKE (W.) et MAPLESTONE (P. A.), 1926. — *The Nemalode parasites of Vertebrates*. X + 536 pp. Edit. J. et A. Churchill, Londres.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Sommaire 1

Introduction 3

Première partie : ÉTUDE TAXINOMIQUE

Chapitre I

Étude taxinomique au niveau supraspécifique :

A. — Position systématique des Atractides. 11

1 - Homogénéité 11

2 - Affinités avec les autres groupes. Formes de passage entre *Cosmocercidae* et *Atractidae* 11

B. — Classification des Oxyurides 13

1 - A l'échelon supra-générique 13

2 - A l'échelon générique 14

Chapitre II

Les espèces chez les Atractides :

A. — Genre *Atractis* Dujardin 1845. 19

1 - *Atractis chabaudi* n. sp. 20

2 - Considérations sur *Atractis dactyluris* (Rudolphi 1819) . 22

a) *Atractis dactyluris dactyluris* (Dujardin) 22

b) *Atractis dactyluris baltazardi* n. s. sp. 25

c) *Atractis dactyluris dubininae* n. s. sp. 26

3 - *Atractis thapari* n. sp. (= *Atractis dactyluris* sensu Thapar 1925). 26

4 - Considérations sur *Atractis granulosa* (Railliet et Henry 1912) 26

5 - Récapitulation des différentes espèces du genre *Atractis* et conclusions. 27

Source : MNHN, Paris

B. — Genre *Orientatractis* n. g. 30
C. — Genre *Labiduris* Schneider 1866 32
D. — Genre *Ibrahimia* Khalil 1932 35
E. — Genre *Fitzsimmonsnema* n. g. 35
F. — Genre *Raillietnema* Travassos 1927. 35

Chapitre III

Les espèces chez les Oxyurides :

— Caractères morphologiques communs à toutes les espèces. 39
— Difficultés particulières à l'étude de ces espèces. 42

A. — Genre *Thelastomoïdes* Walton 1927 43
B. — Genre *Thelandros* Wedl 1862 44
1 - *Thelandros* (*Archilhelandros* n. sg.) *pyxis* n. sp. 44
a) *Thelandros (A.) pyxis pyxis* n. s. sp.. 45
b) *Thelandros (A.) pyxis dolichurus* n. s. sp.. 45
2 - *Thelandros (A.) ortleppi* n. sp. 48
3 - *Thelandros (Thelandros) versterae* n. sp.. 50
a) *Thelandros (Th.) versterae versterae* n. s. sp.. . . . 52
b) *Thelandros (Th.) versterae weilleae* n. s. sp.. . . . 53
c) *Thelandros (Th.) versterae tchcprakovae* n. s. sp.. . 53
d) *Oxyuris* sp. nº 1. 53
4 - *Thelandros (Th.) sexlabiata* Ortlepp 1933 55
C. — Genre *Ortleppnema* n. g.. 57
1 - *Ortleppnema possompesi* n. sp. 57
2 - *Ortleppnema radiatum* n. sp. 59
D. — Genre *Thaparia* Ortlepp 1933 61
1 - *Thaparia thapari* (Dubinina 1949) n. comb. 61
a) *Thaparia thapari thapari* (Dubinina) 61
b) *Thaparia thapari australis* n. s. sp.. 63
2 - *Thaparia domerguei* n. sp. 65
3 - *Thaparia macrospiculum* Ortlepp 1933 67
4 - *Thaparia contortospicula* Walton 1942. 67
E. — Genre *Alaeuris* Thapar 1925. 69
1 - *Alaeuris numidica* (Seurat 1918) 69
a) *Alaeuris numidica numidica* (Seurat 1918) 69
b) *Alaeuris numidica madagascariensis* n. s. sp. 72
2 - *Alaeuris dupuisi* n. sp. 74

Source : MNHN, Paris

3 - *Alaeuris quadrilabiata* (Ortlepp 1933) 74
a) *Alaeuris quadrilabiata quadrilabiata* (Ortlepp 1933). 74
b) *Alaeuris quadrilabiata insularis* n. s. sp. 77

4 - *Alaeuris poweri* (Ortlepp 1933) 79

5 - *Alaeuris conspicua* (Ortlepp 1933). 80

6 - *Alaeuris macroptera* (Walton 1942). 82

7 - *Alaeuris auricularis* (Walton 1942). 82

8 - *Alaeuris pharyngodentata* (Walton 1942). 83

F. — Genre *Mehdiella* Seurat 1918. 83

1 - *Mehdiella cristata* n. sp. 83

2 - *Mehdiella uncinata* (Drasche 1884). 85

3 - *Mehdiella microstoma* (Drasche 1884). 88

4 - *Mehdiella longissima* n. sp. 90

5 - *Mehdiella stylosa* (Thapar 1925) 92
a) *Mehdiella stylosa stylosa* (Thapar 1925) 92
b) *Mehdiella stylosa dollfusi* n. s. sp. 94

6 - *Mehdiella grassei* n. sp. 95

G. — Genre *Tachygonetria* Wedl 1862. 97

1 - *Tachygonetria dentata* (Drasche 1884) 99
a) *Tachygonetria dentata dentata* (Drasche 1884). . . . 99
b) *Tachygonetria dentata quentini* n. s. sp. 100
c) *Tachygonetria dentata richardae* n. s. sp. 101
d) *Tachygonetria dentata* sub. sp. 103

2 - *Tachygonetria macrolaimus* (Linstow 1899) 103
a) *Tachygonetria macrolaimus macrolaimus* (Linstow 1899) 103
b) *Tachygonetria macrolaimus palearlicus* n. s. sp. . . . 107
c) *Tachygonetria macrolaimus desselae* n. s. sp. 108

3 - *Tachygonetria microlaimus* (Linstow 1899) 108

4 - *Tachygonetria longicollis* (Schneider 1866) 112
a) Formes paléarctiques 112
1) Difficultés particulières à leur étude 112
2) Caractères communs à l'espèce 115
3) Sous-espèces nord-africaines. 115
4) Variétés trouvées chez les *Testudo horsfieldii* . . . 120
5) Variétés trouvées chez les *Testudo graeca zarudnyi* iraniennes. 120

Source : MNHN, Paris

b) Forme sud-africaine : *Tachygonetria longicollis fitzsimmonsi* n. s. sp. 120
5 - *Tachygonetria seurati* n. sp. 122
6 - *Tachygonetria conica* (Drasche 1884). 124
7 - *Tachygonetria robusta* (Drasche 1884) 129
8 - *Tachygonetria numidica* Seurat 1918 129
9 - *Tachygonetria weissi* Seurat 1918 131
10 - *Tachygonetria testudinis* Walton 1942 131
11 - *Tachygonetria tetrapapillata* Caballero 1944 132
12 - *Tachygonetria verreauxi* n. sp. 132
13 - *Tachygonetria longispiculum* n. sp. 134
H. — *Oxyuris* sp. nº 2 135

Chapitre IV

Les phénomènes de spéciation :

A. — La spéciation géographique 139
1 - Les cas observés 139
a) chez les Atractides. 139
b) chez les Oxyurides. 140
2 - Conséquences biogéographiques 141
B. — La spéciation cladique. 142
1 - Manque de stabilité de certains caractères 142
2 - Spéciation cladique 143
C. — Conclusion 143

Source : MNHN, Paris

Deuxième partie : ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Chapitre I

Le Biotope - Méthodes d'étude des Nématodes :

A. — Le Biotope 117

B. — Méthodes d'étude des Nématodes 147

1 - Évaluation du nombre total d'individus présents dans le côlon 148

2 - Évaluation quantitative du nombre d'individus de chaque espèce présents dans le côlon 148

C. — Exposé des résultats. 149

Chapitre II

L'équilibre des espèces chez les Tortues paléarctiques :

A. — Exposé des résultats numériques 151

1 - Résultats obtenus chez les *Testudo g. graeca* marocaines. 151

a) *Testudo graeca graeca* 31 Q 151

b) *Testudo graeca graeca* 32 Q 154

c) *Testudo graeca graeca* 11 Q 155

d) *Testudo graeca graeca* 72 Q 155

2 - Résultats obtenus chez les *Testudo g. graeca* algériennes. 156

a) *Testudo graeca graeca* 1 Q 156

b) *Testudo graeca graeca* 2 Q 156

c) *Testudo graeca graeca* 9 Q 157

d) *Testudo graeca graeca* 3 Q 158

e) *Testudo graeca graeca* 15 Q 158

3 - Résultats obtenus chez 2 *Testudo g. graeca* achetées dans le commerce 159

a) *Testudo graeca graeca* 6 Q 159

b) *Testudo graeca graeca* 49 Q 159

4 - Résultats obtenus chez les *Testudo g. zarudnyi* iraniennes. 159

a) *Testudo graeca zarudnyi* 47 Q 159

b) *Testudo graeca zarudnyi* 81 Q 160

c) *Testudo graeca zarudnyi* 92 Q 161

d) *Testudo graeca zarudnyi* 93 Q 161

Source : MNHN, Paris

e) *Testudo graeca zarudnyi* 26 Q 161
f) *Testudo graeca zarudnyi* 96 Q 162
g) *Testudo graeca zarudnyi* 25 Q 163
h) *Testudo graeca zarudnyi* 109 Q 164
i) *Testudo graeca zarudnyi* 40 Q 164
j) *Testudo graeca zarudnyi* 53 Q 165

5 - Résultats obtenus chez les *Testudo hermanni* romaines . . 165
a) *Testudo hermanni* 16 Q 165
b) *Testudo hermanni* 17 Q 165

6 - Résultats obtenus chez les *Testudo horsfieldii* achetées dans le commerce 166
a) *Testudo horsfieldii* 63 Q 166
b) *Testudo horsfieldii* 64 Q 167
c) *Testudo horsfieldii* 62 Q 167
d) *Testudo horsfieldii* 65 Q 168

B. — Constatations générales 169

C. — Variations de l'équilibre suivant différents facteurs 172

1 - L'âge de l'hôte 172
a) *Alaeuris numidica* 172
b) *Mehdiella microstoma* 172
c) *Atractis dactyluris* : particularités du parasitisme - hypothèses sur le cycle évolutif 173
1) particularités du parasitisme 173
2) hypothèses sur le cycle évolutif 173
d) *Tachygonetria denlata* et *Mehdiella uncinata* : antagonisme sélectif avec les *Atractis* 174

2 - L'origine géographique de l'hôte 176

3 - Les saisons 179

4 - L'état physiologique des Tortues 181

D. — Répartition spatiale des espèces dans le côlon 183

1 - Répartition longitudinale 183
a) Espèces abondantes 184
b) Espèces peu abondantes 185
c) Espèces très peu abondantes 186
d) Atractides 186

2 - Répartition radiale 186

3 - Corrélations biomorphologiques 186

4 - Individualisation des biotopes 187

Source : MNHN, Paris

E. — Étude analytique des espèces 189
1 - Espèces du biotope central. 189
2 - Espèces du biotope paramuqueux. 190

F. — Étude quantitative de l'abondance relative des espèces. 192
1 - Tortue normale (72 Q). 193
a) Résultats observés 193
1) Évaluation du nombre de femelles de chaque espèce - calcul de la marge d'erreur encadrant les résultats 194
2) Test du χ 2 195
b) Résultats théoriques 196
1) En considérant la population dans son ensemble. 196
1° Sans distinguer les sous-espèces de *T. longicollis* et *T. conica* 196
2° En distinguant séparément les sous-espèces de *T. longicollis* et *T. conica* 198
2) En séparant la population en 2 communautés distinctes. 198
1° Espèces du biotope central 198
2° Espèces du biotope paramuqueux 200
2 - Tortue atypique (81 Q) 200
3 - Discussion 202

G. — Considérations sur l'écologie de la population 203

Chapitre III

L'équilibre des espèces chez les Tortues malgaches :

A. — Exposé des résultats numériques 205
1 - Résultats obtenus chez les *Testudo radiata* 205
a) *Testudo radiata* 95 Q 205
b) *Testudo radiata* 101 Q 207
c) *Testudo radiata* 104 Q 207
2 - Résultats obtenus chez les *Pyxis arachnoïdes* 208
a) *Pyxis arachnoïdes* 103 Q 208
b) *Pyxis arachnoïdes* 82 Q 209
c) *Pyxis arachnoïdes* 102 Q 210
d) *Pyxis arachnoïdes* 85 Q 211

B. — Constatations générales 212

C. — Répartition spatiale des espèces dans le côlon 216
1 - Répartition des espèces dans le côlon 216

Source : MNHN, Paris

2 - Corrélations biomorphologiques et étude analytique des espèces 217

a) Biotope central 217

b) Biotope paramuqueux 218

D. — Étude quantitative de l'abondance relative des espèces. 219

1 - Tortue 95 Q 219

a) Résultats obtenus en considérant la population dans son ensemble 219

b) Résultats obtenus en considérant séparément les 2 biotopes. 220

2 - Tortue 101 Q. 220

a) Résultats obtenus en considérant la population dans son ensemble. 220

b) Résultats obtenus en considérant séparément les 2 biotopes. 220

E. — Conclusion : comparaison entre l'équilibre paléarctique et l'équilibre malgache. 221

1 - Les espèces vicariantes d'espèces paléarctiques 221

2 - Les espèces qui n'ont pas de vicariantes chez les Tortues paléarctiques 221

CHAPITRE IV

LES POPULATIONS DES TORTUES SUD-AFRICAINES :

A. — Premier type de faune 223

B. — Deuxième type de faune. 223

CONCLUSIONS. 225

RÉSUMÉ 231

BIBLIOGRAPHIE 239

TABLE DES MATIÈRES 245

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

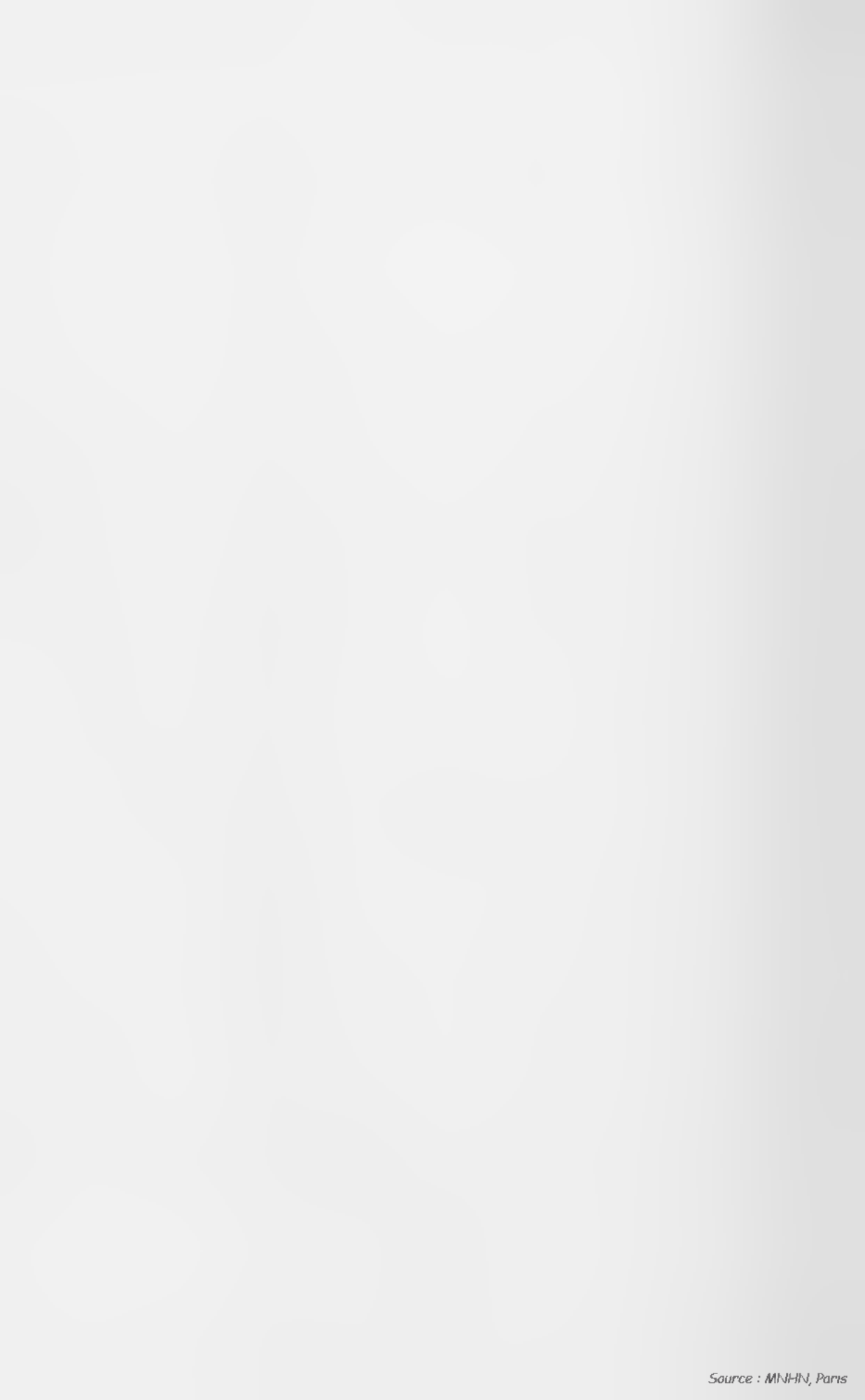
Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 15 février 1966.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant ;* prof. CHABAUD

58722. — Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris (6e).
Dépôt légal : 1er trimestre 1966.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris